Agriculture Canada
Service canadien des forêts

Agriculture Canada
Canadian Forestry Service

La microbiologie des sols forestiers — Revue bibliographique

O. Hendrickson et J.B. Robinson
Université Guelph
L. Chatarpaul

Rapport d'information PI-X-19F
Institut forestier national de Petawawa

Environment Canada
Environnement Canada

0050273K VOL ISS 19 1985
EXC # 001
SD 391 I5614
RAPPORT D'INFORMATION (INSTITUT FOR
ESTIER NATIONAL DE PETAWAWA)
00FF

85-4295/

INSTITUT FORESTIER NATIONAL DE PETAWAWA

L'Institut forestier national de Petawawa (IFNP) a été créé le 1er avril 1979, suite au fusionnement de la Station expérimentale forestière de Petawawa et de deux Instituts établis à Ottawa; celui de l'aménagement forestier et celui de la recherche sur les feux de forêt. En 1980, est venue s'y adjoindre la Direction de la statistique forestière et des systèmes.

Son mandat, comme celui des autres établissements du Service canadien des forêts, est de promouvoir une meilleure gestion et une utilisation plus rationnelle des ressources forestières du Canada, pour le bien économique et social de tous les Canadiens. En tant qu'Institut national, il doit s'attacher à des problèmes qui débordent le cadre régional ou qui nécessitent des compétences particulières de même qu'un équipement coûteux, non disponible aux installations régionales du Service canadien des forêts. La plupart du temps, ses recherches sont effectuées en étroite collaboration avec le personnel des centres régionaux ou des services forestiers des provinces.

L'Institut mène en parallèle deux programmes de recherche:

RECHERCHES SUR LES FEUX ET EN TÉLÉDÉTECTION. D'immenses étendues de terres forestières productives sont ravagées chaque année au Canada par les feux de forêt. Les recherches portent sur le comportement des feux de forêt, sur de nouvelles méthodes pour les combattre. Elles s'attardent aussi à l'évaluation de matériel d'extinction et de retardateurs. Elles s'intéressent encore au développement de systèmes informatisés de défense contre les incendies, systèmes que ne tardent pas à utiliser les organismes qui, à travers le pays, luttent contre les feux. Quel est l'impact des feux de forêt sur l'environnement et l'économie et comment, en sylviculture, tirer parti du feu pour un aménagement intensif des forêts, demeurent aussi la préoccupation des chercheurs.

En télédétection, la recherche veut exploiter les récentes techniques aéroportées et spatiales. À cet égard, ARIES, le système de traitement des images numériques s'avère des plus intéressants.

AMÉNAGEMENT INTENSIF DES FORÊTS. Alors que le Canada accentue ses efforts d'aménagement forestier pour répondre à une hausse prévue de la demande de bois, le rôle de ce programme d'aménagement à l'Institut prendra de plus en plus d'importance. Nul doute qu'un vaste programme de régénération intensive va nécessiter un approvisionnement sûr en semences de haute qualité des espèces voulues. En vue de constituer un meilleur stock de matériel sur pied, des recherches pour l'amélioration génétique des arbres forestiers sont grandement souhaitables. Si l'utilisation accrue de toute la partie aérienne de l'arbre (la biomasse) reste un objectif à atteindre, il faudra cependant étudier avec soin son incidence sur l'environnement; et l'on devra faire de même pour toute autre forme d'aménagement intensif. Des méthodes bio-technologiques permettant d'accroître le rendement tout en maintenant la productivité sont aussi à l'étude.

Pour mener à bien ses programmes de recherche, l'Institut dispose d'une superficie forestière de 98 km² dans la partie ouest de la réserve militaire de Petawawa. Il conserve, depuis les années 20, les registres des expériences et depuis cette même époque ne cesse d'aménager des placettes d'échantillonnage. La forêt sert également de laboratoire pour les écoles de la région. De plus, un centre d'accueil reçoit des visiteurs tout au long de l'été.

La Direction de la statistique forestière et des systèmes (DSFS), établie à l'Institut, est chargée de recueillir et de publier les données sur les ressources forestières du Canada. L'entremise du comité de l'inventaire des forêts, formé de responsables du fédéral et des provinces, facilite grandement ses rapports avec les organismes forestiers provinciaux pour améliorer et uniformiser les données sur ces ressources.

Par l'intermédiaire du programme FORSTATS, qui implique tous les centres régionaux du Service canadien des forêts, la DSFS coordonne, au sein de ce Service, la cueillette et la publication de statistiques nationales sur les forêts du Canada.

À tous les cinq ans, elle publie un inventaire des forêts du Canada. Ce rapport officiel renseigne sur les lieu, superficie, espèce et état de nos forêts. Ses nombreux contacts avec les provinces visent aussi à réunir le plus de données possibles sur les perturbations survenues en forêt: feux, récoltes, insectes, maladies, et opérations d'aménagement. Ces données sont essentielles pour planifier des stratégies à même de favoriser l'aménagement de cette ressource naturelle renouvelable et combien importante.

LA MICROBIOLOGIE DES SOLS FORESTIERS: REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

O.O. Hendrickson, Feu J.B. Robinson[1] et L. Chatarpaul

Rapport d'information PI-X-19F

[1]Le Dr. Robinson faisait partie du Dép. de biologie environnementale
Université de Guelph, Guelph (Ontario)

Institut forestier national de Petawawa
Service canadien des forêts
Ministère de l'Agriculture

1985

©Ministre des Approvisionnements et des Services
du Canada, 1985
N° de catalogue: Fo46-11/19-1985F
ISSN 0228-0736
ISBN 0-662-92199-2

Publication distribuée par le:

Centre d'information technique et de distribution
Institut forestier national de Petawawa
Agriculture Canada
Chalk River (Ontario)
K0J 1J0

Téléphone: (613) 589-2880

This report is also available in English under the title **The Microbiology of Forests Soils - A Literature Review.**

Table des matières

iv Avant-propos

v Remerciements

vi Résumé/Abstract

1 1. Introduction

2 2. Microflore des sols forestiers

3 2.1 Bactéries et actinomycètes
7 2.2 Champignons
12 2.3 Interactions microbiennes

15 3. Détermination de la biomasse microbienne des sols forestiers

20 4. Activité de la microflore des sols forestiers

20 4.1 Variations dans le temps et dans l'espace
25 4.2 Décomposition de la litière de feuilles

26 4.2.1 Successions microbiennes
29 4.2.2 Rôle des animaux terricoles
31 4.2.3 Composés carbonés
33 4.2.4 Assimilation et libération de l'azote

34 4.3 Associations radiculaires

35 4.3.1 Rhizosphère
39 4.3.2 Mycorhizes
45 4.3.3 Décomposition des petites racines

46 4.4 Décomposition de la litière ligneuse

51 5. Transformations de l'azote

52 5.1 Minéralisation et immobilisation
54 5.2 Nitrification
57 5.3 Dénitrification
58 5.4 Fixation de l'azote

58 5.4.1 Fixation de l'azote par les organismes libres
61 5.4.2 Fixation de l'azote par les organismes symbiotiques

64 6. Effets des mesures de gestion

64 6.1 Coupe
65 6.2 Brûlages et incendies
67 6.3 Fertilisation

68 | Bibliographie

Tableaux

59 | 1. Taux de fixation de l'azote mesurés en milieu naturel chez des plantes légumineuses et autres
62 | 2. Plantes angiospermes non-légumineuses colonisées par des fixateurs d'azote

AVANT-PROPOS

ENFOR est l'acronyme employé pour désigner le programme de recherche et de développement ENergie de la FORêt (ENergy from the FORest) du gouvernement canadien dont l'objectif est d'acquérir des connaissances et des compétences techniques pour faciliter à moyen et à long terme un accroissement important de l'utilisation de la biomasse forestière pour la production d'énergie au pays. Ce programme fait partie d'une initiative beaucoup plus vaste du gouvernement fédéral en vue de favoriser l'exploitation et l'utilisation des formes d'énergie renouvelables de façon à réduire la dépendance vis-à-vis le pêtrole et d'autres sources d'énergie non renouvelables.

Le Service canadien des forêts (SCF) est responsable de la partie du programme consacrée à la production de biomasse où l'on se penche sur des questions intéressant la forêt telles que les inventaires, les techniques de récolte, la sylviculture et les incidences environnementales. (L'autre partie du programme, intitulée "Transformation de la biomasse", porte sur les techniques de transformation de la biomasse en énergie ou en combustibles; elle est la responsabilité de la Direction des énergies renouvelables du ministère de l'Energie, des Mines et des Ressources.) La plupart des études sur la production de la biomasse, même si elles ont été élaborées par des scientifiques du SCF compte tenu des objectifs du programme ENFOR, sont réalisées à contrat par des consultants en foresterie et des chercheurs spécialistes. Les contrats sont octroyés conformément aux méthodes suivies par le ministère des Approvisionnements et Services pour les marchés scientifiques. On peut obtenir plus d'informations sur le sous-programme de production de la biomasse en s'adressant à un laboratoire de recherche du SCF ou en écrivant à l'adresse suivante:

Secrétariat du programme ENFOR
Service canadien des forêts
Agriculture Canada
Ottawa (Ontario)
K1A 1G5

Le présent rapport a été rédigé suite à l'étude ENFOR P-199 qui a été réalisée à contrat (dossier MAS : KL011-1-0010) par le Service canadien des forêts et l'Université de Guelph.

REMERCIEMENTS

Nous aimerions remercier R.F. Ackerman, D. Burgess et A. Carlisle qui ont bien voulu relire notre manuscrit et l'améliorer par leurs commentaires et leurs suggestions. Nous avons également beaucoup apprécié le travail de B. McGavin et E. Andersen qui ont dactylographié le rapport. Nous aimerions aussi remercier G. Larocque pour la révision de la version française du rapport.

Résumé

Le présent rapport traite de deux groupes importants de micro-organismes que l'on trouve dans les sols forestiers, soit les bactéries et les champignons. On porte une attention particulière à la décomposition des principaux débris de la litière, notamment les feuilles, les branches et les racines. On y décrit l'influence des bactéries et des champignons en association symbiotique avec des racines de plantes ligneuses sur le cycle du carbone et celui de l'azote. Les répercussions de certaines méthodes de gestion forestière sont évaluées en fonction de la création ou de l'élimination de milieux convenant aux activités de ces micro-organismes.

Abstract

This report discusses the activities of two major groups of forest soil micro-organisms, the bacteria and the fungi. Special attention is paid to their participation in the decay of major forest litter substrates, including leaves, branches and roots. The influence of bacteria and fungi in symbiotic associations with woody plant roots upon the cycles of carbon and nitrogen is described. The impacts of certain forest management alternatives are assessed in terms of the creation or elimination of suitable environments for the activity of soil microorganisms.

LA MICROBIOLOGIE DES SOLS FORESTIERS
REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

O.Q. Hendrickson[1], J.B. Robinson[1] et L. Chatarpaul[2]

1. INTRODUCTION

Les sols forestiers évoluent de diverses façons sous l'effet de facteurs comme leur situation géographique, le climat, la topographie, la nature du matériau parental et les espèces végétales qui les recouvrent. Dans la forêt boréale qui couvre le Bouclier précambrien dans le nord de l'Ontario, les sols sont généralement des mors acides bien podzolisés, semblables par de nombreuses caractéristiques à certains sols forestiers du nord de l'Europe. Ils se caractérisent par une épaisse couche organique dans laquelle on peut habituellement distinguer les horizons L, F et H et par un horizon A_2 bien développé.

Les études consacrées à la microbiologie des sols forestiers de l'Ontario sont peu nombreuses et n'ont pas permis de bien connaître la microflore qu'ils contiennent ni les processus microbiologiques qui s'y déroulent. En Ontario, comme ailleurs, les microbiologistes ont eu des difficultés à étudier les sols forestiers. Les couches organiques spongieuses qu'ils comportent se prêtent mal à l'application des techniques mises au point pour l'étude des sols agricoles. En fait, il se pourrait que les principes généraux qu'on a tirés de l'étude du milieu agricole ne s'appliquent que de façon limitée aux sols forestiers. Si dans les sols agricoles, le processus de minéralisation se produit dans toute la couche labourée, il tend plutôt à se limiter aux horizons organiques dans les sols forestiers. On pense que la réaction acide qui caractérise de nombreux types de sols forestiers favorise l'activité des champignons, mais il se peut que les micro-milieux alcalins qu'ils contiennent soient le siège d'une croissance bactérienne florissante. Certaines bactéries acido-résistantes peuvent également s'y développer. Les interactions entre les micro-organismes et les racines des plantes ont un rôle de plus en plus important dans les sols forestiers, bien que ces associations se retrouvent également dans la rhizosphère des sols agricoles.

Comme étape préliminaire à l'étude des effets des méthodes de récolte sur les processus microbiologiques dans un sol forestier ontarien, nous avons fait la revue des publications traitant de cette question. Le présent rapport porte sur certains des points que nous avons abordés. Nous avons voulu nous

---

[1]O.Q. Hendrickson et J.B. Robinson sont respectivement assistant de recherche et professeur au Département de biologie environnementale de l'Université de Guelph.

[2]L. Chatarpaul est chercheur à l'Institut forestier national de Petawawa.

Le manuscrit du présent rapport a été approuvé pour fins de publication en septembre 1982.

attacher surtout aux questions qui touchent les mors acides ou qui peuvent être importantes pour l'étude des répercussions sur la récolte.

La plupart des scientifiques qui étudient la forêt reconnaissent l'importance de la flore microbienne de putréfaction dans le renouvellement des éléments nutritifs essentiels à la croissance des arbres. En agriculture, on peut renouveler les éléments essentiels du sol en épandant des engrais. Par des calculs, l'agriculteur peut déterminer à quel moment il est opportun de faire l'épandage et quelle quantité de matières nutritives ajouter selon la culture. En raison de facteurs économiques, cette solution est rarement accessible au gestionnaire des forêts qui doit donc compter sur le renouvellement des éléments nutritifs du sol par l'action microbienne pour obtenir un peuplement d'arbres sains.

Le gestionnaire des forêts peut néanmoins intervenir à d'autres points de vue. Ainsi, la possibilité d'enrichir le sol en azote par un choix judicieux de bactéries et d'essences hôtes, a fortement stimulé la recherche dans ce domaine. Les mycorhizes suscitent aussi beaucoup d'intérêt et l'on commence à penser que les racines des plantes ligneuses forment des associations symbiotiques auxquelles participent plusieurs espèces. Chacun des partenaires de la symbiose pourrait devenir un instrument de gestion forestière, la sélection des espèces, l'amélioration génétique, et les techniques de culture et d'implantation sur grande échelle permettant de mettre en oeuvre les mesures adoptées.

Certaines techniques de récolte et de préparation du terrain ont aussi des répercussions majeures sur les processus microbiens des sols forestiers. La réduction de la quantité de rémanents qui demeurent sur le sol après la coupe d'un arbre aura pour effet de limiter la croissance des champignons de putréfaction et, par conséquent, le retour des minéraux dans le sol. Le feu réduit les substrats organiques, mais favorise la minéralisation et par conséquent, l'activité de certains groupes de micro-organismes. Les herbicides appliqués contre les feuillus peuvent nuire à certains groupes de champignons; à l'inverse, on peut planter feuillus et conifères en peuplement mixte pour accroître la diversité des espèces microbiennes et favoriser la décomposition de la litière. Toute opération d'élagage ou de coupe sélective qui provoque des changements de température et d'humidité à la surface du sol influe aussi sur la composition et l'action des populations microbiennes.

La connaissance pratique de la microbiologie du sol comporte des avantages évidents pour le scientifique qui étudie la forêt. Nous avons voulu lui faciliter la tâche en préparant le présent document. Notre recherche documentaire s'est terminée au mois d'avril 1982.

2. MICROFLORE DES SOLS FORESTIERS

L'action microbiologique dans les sols forestiers est dominée par deux groupes de micro-organismes assez distincts: les bactéries (comprenant les actinomycètes) et les champignons. Les bactéries sont des micro-organismes primitifs du fait qu'elles ne se reproduisent pas par mitose, qu'elles sont dépourvues d'organites cellulaires comme les mitochondries, les chloroplastes et le noyau, et qu'elles ne se différencient pas de façon poussée pour former des cellules ou des tissus spécialisés. On les range parmi les procaryotes,

terme qui signifie "pré-noyau." Du point de vue de l'évolution, les bactéries, apparues il y a plus de 3 milliards d'années, sont les plus anciens des organismes vivants. Elles se sont formées dans un milieu dépourvu d'oxygène et pour bien des formes bactériennes, l'anaérobie est encore supportable, sinon absolument nécessaire. Leur petitesse (de 0,5 à 40 microns) et la simplicité de leur structure font contraste avec la grande diversité des voies métaboliques qui les caractérisent. Un groupe d'entre elles, les "chimioautotrophes," dépendent strictement des précurseurs inorganiques pour obtenir le carbone et l'énergie dont elles ont besoin pour se développer. Ce groupe comprend notamment l'important groupe des nitrobactéries (qui oxydent l'ammonium en nitrite et nitrate) et les bactéries qui oxydent le soufre et le méthane. La fixation de l'azote, source première de tout l'azote organique de la biomasse vivante, n'a lieu que chez les procaryotes, qu'ils soient ou non en association symbiotique avec des organismes supérieurs.

Les champignons apparaissent beaucoup plus tard dans l'évolution de notre planète, soit il y a quelque 450 millions d'années, en même temps ou peu après l'apparition des plantes supérieures terrestres. Ce sont des eucaryotes, car ils possèdent des mitochondries et un noyau et se reproduisent par division mitotique. Certains ont des tissus complexes et très différenciés tels les organes de reproduction chez les basidiomycètes (c'est-à-dire les sporocarpes ou champignons dans le sens courant du terme). La plupart ne peuvent croître qu'en milieu aérobie et tous ont besoin de carbone organique fixé pour leur croissance et comme source d'énergie.

En principe, les microbiologistes étudient tant les bactéries que les champignons, mais la plupart se spécialisent dans l'étude de l'un de ces deux groupes d'organismes. La connaissance des deux groupes est nécessaire pour comprendre la dynamique des éléments nutritifs des sols forestiers. L'interaction entre bactéries et champignons est chose commune: citons, pour ne mentionner que quelques exemples, la symbiose qui existe entre des champignons microscopiques et des cyanobactéries dans les lichens, la relation éloignée entre les mycorhizes et diverses bactéries gram-négatives de la rhizosphère, la lyse des hyphes des champignons par les actinomycètes (et l'antagonisme entre ces derniers).

D'autres groupes d'organismes intéressent également beaucoup les microbiologistes. Ce sont les amibes, les ciliés et les flagellés, des organismes unicellulaires qui peuvent être très nombreux dans les sols forestiers. Bien qu'ils se nourrissent abondamment de champignons microscopiques et de bactéries et en limitent ainsi le nombre, nous n'en ferons pas l'étude détaillée dans la présente revue. La faune pédologique, qui comprend entre autres les nématodes, acariens, collemboles et lombrics, influe aussi dans une mesure appréciable sur les populations de micro-organismes, en particulier durant la transformation de la litière. Dans la rubrique consacrée à la décomposition de la litière, nous commentons brièvement les interactions entre ces animaux et les micro-organismes du sol.

2.1 Bactéries et actinomycètes

Il est difficile de formuler des principes généraux sur la flore bactérienne des sols forestiers. Jensen (1962) a souligné qu'il est caractéristique

d'observer une grande variabilité taxonomique parmi les micro-organismes des sols forestiers et que "l'équilibre microbiologique y est beaucoup moins stable" que dans les sols agricoles. Il a constaté que les bâtonnets gram-négatifs non pigmentés comme Pseudomonas et Achromobacter dominent dans les forêts européennes de même que les streptomycètes. Dans le mull qu'on trouve habituellement sous les arbres à feuilles caduques, il y a aussi des bâtonnets pigmentés (Flavobacterium, Chromobacterium) et des bâtonnets pléomorphes gram-positifs et gram-négatifs (Corynebacterium, Arthrobacter, Nocardia). Les bactéries sporulées comme Bacillus cereus sont relativement plus communes dans les mors (sols de forêts de conifères). Il y a une nette différence avec les sols agricoles où Arthrobacter est souvent dominant. Selon Jensen, la flore bactérienne des forêts ressemble à celle qui colonise la surface des racines des plantes cultivées (la rhizosphère) décrite par Lochhead et Thexton (1947). Ses constatations au sujet des sols danois sont largement corroborées par les résultats de l'étude d'une pinède britannique (forêt de Freshfield) récemment formée sur des dunes (Goodfellow et al., 1967; Goodfellow, 1968). Dans cette pinède, les bactéries sporulées (Bacillus spp.) sont relativement plus communes que les bâtonnets non pigmentés, mais ces deux groupes dominent sans contredit dans l'horizon A_2. La couche organique du sol de la forêt de Freshfield ressemble au sol de tourbière décrit par Holding et al. (1965) qui ont signalé que 67 % des isolats bactériens qu'ils ont étudiés appartenaient au genre Bacillus spp.

Fait intéressant, des travaux réalisés plus tard au Danemark et en Angleterre ont révélé une plus grande similitude entre les sols agricoles et forestiers. Arthrobacter s'avère relativement plus abondant dans les forêts si l'on prend soin de prélever des échantillons de litière et de racines dans le sol "véritable." Goodfellow et Dawson (1978) ont employé de très petits échantillons (5 g) de terre pour montrer que les espèces gram-négatives sont surtout présentes dans les aiguilles de pin récemment tombées au sol et qu'elles sont remplacées par Arthrobacter et Streptomyces dans la litière. Holm et Jensen (1972) ont mis des gants stérilisés pour prélever des échantillons à la surface de la litière et en ont enlevé toutes les racines par tamisage. Ils ont trouvé un mélange d'Arthrobacter spp. et de bâtonnets gram-négatifs pigmentés et non pigmentés dans la couche organique d'une hêtraie. Ces résultats montrent à quel point il est difficile de faire l'étude quantitative des bactéries dans les sols forestiers. En effet, non seulement les populations peuvent-elles être fortement tributaires de certains substrats, mais le mode d'échantillonnage et le traitement des échantillons au laboratoire influent considérablement sur les résultats.

Pour étudier la microflore du sol on peut analyser des échantillons "en vrac" ou adopter l'approche "autoécologique" c'est-à-dire examiner la répartition et l'activité de certaines espèces dans leur milieu. Hill et Gray (1967) donnent le mode de préparation et d'emploi d'un antisérum fluorescent spécifique à l'égard de Bacillus subtilis et B. circulans. Ils ont pu observer ces espèces telles qu'elles apparaissent dans leur état naturel dans certains micro-milieux d'une pinède britannique (Freshfield). Sur les particules de matière minérale, B. subtilis se présentait sous forme de petits bâtonnets droits ($<2\mu$) formant des colonies de 1 à 14 cellules. Il était plus fréquent de rencontrer cette espèce sur des particules de matière organique; elle formait alors de longs bâtonnets recourbés ($4\text{-}11\mu$) groupés en colonies de 1 à 40 cellules. Les cellules se développant en milieu liquide différaient notablement de celles du sol. C'est aussi le cas de B. circulans

qui produisait des amas de cocci ou de bâtonnets courts sur la matière organique du sol contrairement aux longues cellules caractéristiques observées en culture. Des études plus poussées (Gray, 1973; Siala et al., 1974) indiquent que la germination des spores et le développement des Bacillus spp. se font en grande partie en association avec des hyphes de champignons morts ou vivants. Il n'y a aucune croissance en sol stérile. Dans l'horizon acide A_1 du sol de la forêt de Freshfield, la population de Bacillus était constituée de 70 % de cellules actives, la plupart colonisant des débris végétaux d'origines diverses. Dans l'horizon alcalin C, la majeure partie de la population (70 à 90 %) était constituée de spores fixées sur des grains de sable enrobés de fer. Les auteurs ont remarqué qu'il y aurait lieu de modifier la théorie voulant que B. subtilis soit habituellement présent à l'état de spores dans les sols acides; ils ont aussi signalé que l'étude de l'activité de cette bactérie indique qu'elle résiste mieux à l'acidité dans le sol qu'en milieu de culture. L'association de Bacillus avec des hyphes de champignons en décomposition est un élément fondamental pour comprendre l'écologie de cette bactérie.

Poursuivant l'étude du sol de la forêt de Freshfield, Lowe et Gray (1972, 1973a) ont analysé 209 isolats de bactéries coccoïdes asporulées qu'ils ont réparties en sept "grands groupes d'espèces," soit deux Micrococcus, un Staphylococcus et quatre Arthrobacter. Aucune de ces espèces ne se développait dans l'horizon acide A_1, bien que quatre d'entre elles aient été isolées dans cet horizon. Il n'y avait croissance que si l'on élevait le pH à 5,5 ou plus par addition de $CaCO_3$. L'introduction de glucose ou d'acides aminés n'induisait pas la croissance. Il était possible de créer un "micro-milieu alcalin" artificiel en incorporant au sol de la chitine, du mycélium de champignons terrestres ou des levures et en y inoculant un champignon viable (Trichoderma, Mortierella). Arthrobacter pouvait alors entrer en développement. Si des spores de T. viride étaient ajoutées en même temps que les cellules d'Arthrobacter, ces dernières demeuraient inactives. Si les bactéries étaient inoculées 18 heures après le champignon, leur nombre déclinait d'abord, puis augmentait. Ce phénomène semble indiquer que le pH s'élevait à mesure que le champignon minéralisait la matière organique et libérait de l'ammoniac, de sorte que le milieu devenait propice à la croissance d'Arthrobacter. Hissett et Gray (1976) ont étudié le rôle des micro-milieux dans l'écologie microbienne des sols forestiers.

Les actinomycètes du sol de la forêt de Freshfield assurent leur survie par un autre moyen (Williams et Mayfield, 1971; Mayfield et al., 1972; Ruddick et Williams, 1972). On les trouve à l'état de spores dans l'horizon acide A_1. Il était possible d'induire leur germination en ajoutant des matières nutritives. Les actinomycètes qui résistent à l'acidité peuvent se développer dans un sol stérile, tandis que les espèces "neutrophiles" ne peuvent croître que dans les micro-milieux à pH élevé résultant de l'action des champignons. Un examen au microscope électronique permet de voir des chaînes de spores et des mycéliums d'actinomycètes sur divers substrats organiques: racines, écorce, fragments de feuilles, ramilles, aiguilles de conifères et hyphes de champignons en décomposition. Comme les spores sont facilement déplacées dans le sol, elles jouent un rôle important dans la colonisation de nouveaux substrats. Les spores hydrophobes de Streptomyces griseus se retrouvent sur le corps et sur les pattes de divers arthropodes du sol comme on peut le voir au microscope électronique. On peut faire une élégante démonstration du transport des spores en faisant marcher un acarien

dans une boîte de Petri: il laissera derrière lui des "pistes" de spores qui formeront des colonies d'actinomycètes. Les animaux du sol facilitent considérablement la dispersion des spores dans les couches pédologiques supérieures; par contre, dans les couches plus profondes, le déplacement des spores dépend de la géométrie des pores du sol et des propriétés électrostatiques des colloïdes qu'il contient.

On a déjà cru que les actinomycètes étaient rares dans les sols forestiers, pensant qu'ils ne résistaient pas à l'acidité. Jensen (1928) a décrit et nommé un groupe d'espèces d'actinomycètes vivant dans un sol forestier composé de tourbe et de matière organique. Ces organismes se développent sur la gélose acide (pH 4,0) qui sert au comptage des champignons, mais non sur la gélose de pH 6,5 employée pour cultiver des bactéries et des actinomycètes. Corke et Chase (1964) ont employé un milieu de culture tamponné de pH variant entre 3,0 et 7,0 pour mettre en évidence la présence d'importantes populations d'actinomycètes, de l'ordre de 6×10^6 g^{-1}, dans l'horizon organique d'un podzol situé sous des pins. Williams et al. (1971) ont signalé la présence de populations se chiffrant à 2×10^6 g^{-1} dans la couche comprenant les horizons F_2 et H de la forêt de Freshfield dont il a été question auparavant. Les espèces "acidophiles'" pour lesquelles le pH optimal est de 4,5, abondaient dans la couche organique du sol, mais étaient absentes de l'horizon alcalin C. Les espèces "neutrophiles" étaient présentes en petites quantités dans les couches superficielles, mais leur nombre augmentait à 500 000 g^{-1} dans l'horizon supérieur C. Leur pH optimal était de 7,0. On a également signalé, dans les sols acides et humides du nord-ouest du Pacifique, des populations d'actinomycètes extrêmement nombreuses représentant 65 % du nombre total de bactéries, dans des peuplements mixtes d'aulnes et de conifères, et 45 % dans des sols peuplés de conifères seulement (Lu et al., 1968). Les populations peuvent atteindre 75×10^6 g^{-1} dans ces sols (Wright et Bollen, 1961).

Bien que les actinomycètes abondent dans certains sols forestiers, nous connaissons encore mal le métabolisme de ces organismes. Considine et Casida (1964) ont trouvé des actinomycètes capables de se développer sur un milieu de croissance sélectif pour les bactéries aérobies fixatrices d'azote. Ils inhibaient la croissance de colonies d'Azotobacter. On a constaté qu'ils avaient besoin de cobalt, de molybdène et de citrate pour se développer, ce qui indique qu'ils pourraient être des fixateurs d'azote libres. Les actinomycètes symbiotiques fixateurs d'azote du genre Frankia vivent dans les nodosités des racines de plantes comme l'aulne. Les actinomycètes dégradent les acides humiques, la chitine ainsi que d'autres composés organiques relativement résistants (Lacey, 1973) et récemment on a signalé que des Streptomyces pouvaient décomposer la lignocellulose (Crawford, 1978). On souligne à l'occasion qu'il faudrait étudier davantage les activités et substrats de ce groupe de micro-organismes (par exemple, Wright et Bollen, 1961).

Quant aux autres groupes de bactéries, soit qu'ils sont moins communs dans les sols forestiers, soit qu'on ne les a pas suffisamment étudiés, on a observé que certaines populations de nitro-bactéries augmentaient considérablement après des coupes à blanc (Smith et al., 1968) et que parallèlement, la concentration en nitrate s'élevait. Certains travaux portaient sur des espèces fixatrices d'azote. On pense que la fixation de l'azote sans association symbiotique est en grande partie réalisée par des

organismes anaérobies facultatifs comme les Bacillus et Clostridium spp; par contre, Azotobacter, un fixateur d'azote aérobie, est rare dans les sols forestiers (Chang et Knowles, 1965; Jurgensen et Davey, 1971).

L'action des bactéries anaérobies (Skinner, 1967) dans les sols forestiers a été peu étudiée; de fait, toute hypothèse sur l'importance du métabolisme anaérobie dans les forêts relèverait en grande partie de la spéculation. Dans une série d'articles consacrés aux bactéries catalase-négatives du sol (Casida, 1965; Gledhill et Casida, 1969a, b et c), on avance une hypothèse selon laquelle ces "microaérophiles," dont certaines propriétés en font des intermédiaires entre les actinomycètes aérobies et anaérobies, pourraient constituer le groupe de micro-organismes pédologiques le plus abondant. La présence d'acide polyaminobutyrique dans leurs parois cellulaires est l'un de leurs traits distinctifs. Il serait intéressant de savoir s'il est possible d'en isoler aussi bien dans les sols forestiers que dans les sols agricoles étudiés par ces auteurs.

Les bactéries qui colonisent la rhizosphère, couche de pénétration des racines des plantes, ont été considérablement étudiées. Nous y reviendrons plus loin.

2.2 Champignons

Les champignons qui se développent sur une gélose sont pour la plupart des phycomycètes et des Fungi Imperfecti qui produisent des spores en quantité. Warcup (1955) l'a montré de façon convaincante: il a prélevé les colonies formées sur des géloses 18 heures après l'inoculation puis les a cultivées pour ensuite les examiner soigneusement au microscope. Cet examen lui a permis de conclure que la majorité des colonies provenaient de spores et que beaucoup d'hyphes n'avaient pas été comptés. Ces micro-organismes à spores abondantes se rangent pour la plupart dans la catégorie des "champignons glucidolytiques." Leur développement est semblable à celui des actinomycètes: ils germent lorsqu'il y a des substrats, puis croissent et se reproduisent rapidement, prenant une forme dormante lorsque les substrats sont épuisés. Le mycélium, en particulier celui des phycomycètes, ne persiste pas: il se désintègre à mesure que les spores se forment (Burges, 1963a). Il semble que son contenu se concentre à l'extrémité des hyphes en croissance, si bien qu'il ne reste plus derrière que les parois des cellules évidées (Harley, 1971). Par contre, les hyphes des champignons "supérieurs," et tout particulièrement ceux des basidomycètes, persistent assez longtemps dans le sol. Il peut s'y former des vacuoles, mais le cytoplasme demeure généralement entier. La formation de "chlamydospores" par fragmentation des hyphes n'est pas fréquente. Burges (1963a) a constaté que les basidiomycètes réagissent rapidement lorsqu'on leur donne des éléments nutritifs, leur réaction rappelant beaucoup celle d'une suspension de cellules lavées. Cependant, ils ne germent ni ne croissent rapidement sur gélose et ne sont presque jamais isolés par dilution. Parkinson (1973) remarque, à propos de ces champignons "difficiles à isoler": "Cette caractéristique est particulièrement fâcheuse lorsqu'on étudie les champignons de la litière forestière, car outre qu'on s'attend à trouver des espèces qui décomposent la cellulose, la lignine et des mycorhizes, on peut souvent voir les fructifications macroscopiques de basidiomycètes et souvent, un examen au microscope révèle la présence d'hyphes à boucles dans la litière."

Harley (1971) a noté qu'à cause de la rapidité d'assimilation et de la capacité de rétention des éléments nutritifs essentiels du mycélium, la croissance d'autres organismes peut être limitée par la vitesse de décomposition des champignons. Ces derniers, de par la richesse de leur composition, peuvent par contre constituer une importante source de nourriture pour les animaux au sol.

On a mis au point diverses méthodes pour distinguer le mycélium en croissance des spores. Chesters (1940, 1948) s'est servi d'un "tube à immersion," tige de verre parcourue de fins capillaires remplis de gélose, duquel on pouvait isoler le mycélium qui s'y développait. Il supposait que les capillaires seraient très facilement colonisés par les mycéliums se développant déjà dans le sol, mais il ne pouvait exclure la possibilité que des spores y germent et s'y développent. Warcup (1960) cultivait séparément sur boîte de Petri des pointes d'hyphes mycéliens prélevées dans le sol. Cette méthode n'a pas été très utilisée à cause des difficultés d'exécution. Le progrès le plus important a probablement été l'introduction de techniques de préparation consistant à extraire les spores du sol, des racines, des feuilles, etc. par lavages répétés, pour les déposer directement dans des boîtes de Petri. Harley et Waid (1955) ont montré que les populations de champignons superficiels qu'on trouve sur des racines de plantes lavées sont considérablement différentes de celles des eaux de lavage. Parkinson et Williams (1961) ont obtenu des résultats semblables avec des particules de terre lavée. On recourt maintenant fréquemment au lavage du sol dans les études taxonomiques des champignons, car cette technique permet de mettre en évidence une microflore plus diversifiée. Souvent, on emploie une série de tamis montés dans un boîtier en plaçant le plus fin près du fond. De l'eau stérilisée est versée à plusieurs reprises sur l'échantillon de terre et les particules qui s'amassent sur le tamis du bas sont déposées dans des boîtes de Petri (Hering, 1966a; Bissett et Widden, 1972). Même avec cette technique, il est rare qu'on isole des hyphes de basidiomycètes.

Les travaux de Bisby et al. (1933, 1935) illustrent l'approche des premiers taxonomistes qui se sont intéressés aux champignons. Leurs premières études portaient principalement sur des champs cultivés d'où les espèces les plus communément isolées étaient, par ordre d'abondance, Penicillium, Fusarium, Trichoderma, Rhizopus, Cladosporium, Gliocladium, Aspergillus, Cephalosporum, Alternaria, etc. Par la suite, ils ont étudié des coupes de sols vierges, en particulier des sols forestiers, et y ont trouvé des phycomycètes en grand nombre et plus particulièrement des Mortierella, Mucor et Absidia. Néanmoins, Penicillium représentait encore environ 50 % des isolats qu'ils avaient extraits des sols forestiers et Trichoderma y était également commun. Aspergillus et Fusarium semblaient rares, étant plutôt caractéristiques des sols agricoles que forestiers. La tourbe contenait un ensemble unique de Penicillium spp. ainsi que des Mortierella spp. en quantité, mais leur nombre diminuait rapidement à mesure qu'augmentait la profondeur de prélèvement. Au nombre des champignons anaérobies capables de se développer dans une atmosphère constituée à 100 % de CO_2 se rangeaient Trichoderma et Cylindrocarpon en plus de certains phycomycètes, tandis que le nombre de Penicillium spp. diminuait de façon notable. On a pu cultiver en conditions anaérobies jusqu'à 50 % des populations dans les horizons B et C de certaines coupes. On a également trouvé un groupe de champignons croissant à 7°C dont la population augmentait avec la profondeur de prélèvement.

Un certain nombre d'études ont été entreprises pour déterminer s'il est possible de caractériser un peuplement forestier d'après les champignons *microscopiques* qu'on y trouve. Au moyen de méthodes statistiques perfectionnées, on a comparé la microflore de forêts matures avec celle de peuplements secondaires apparus après un feu ou une coupe à blanc. Jusqu'à un certain point, l'évolution des populations de champignons microscopiques reflète la vitesse et le sens de la succession végétale. Cette approche a été introduite par Tresner et al. (1954) : ils ont fait la liste des champignons caractéristiques des associations végétales de climax (Penicillium nigricans, Spicaria violacea), des espèces "pionnières" (Mucor ramannianus, P. janthinellum) et des espèces "indicatrices" de certains types de sol du Wisconsin. Dans les couches profondes, ils ont trouvé une communauté de formes à croissance lente se distinguant des formes à croissance plus rapide des couches supérieures, mais ils ont exclu ces organismes de leur analyse taxonomique, car il était difficile de les cultiver. Bien qu'ils n'aient trouvé aucune communauté séparée dans les couches supérieures de la coupe, il leur a semblé que les champignons microscopiques pouvaient présenter certaines similitudes dans leur distribution comme c'est le cas pour les essences forestières.

Ces arguments sont convaincants, mais il faut les replacer dans leur contexte et se rappeler que les populations de champignons microscopiques reflètent les conditions du milieu (texture, humidité du sol) et la nature des substrats disponibles (débris ligneux, types de feuilles composant la litière) et que les relations au sein de la communauté peuvent être obscurcies. Christensen et Whittingham (1965) ont trouvé au Wisconsin des groupes de champignons caractéristiques des tourbières ouvertes, des marécages à épinettes et mélèzes laricins et à thuyas et sapins, mais bon nombre de ces champignons appartenaient à des espèces communes dans le bois, la pâte de bois et la litière. Une comparaison avec la microflore de forêts plus sèches composées de conifères et de feuillus (Christensen, 1969) a révélé en outre que bon nombre de ces espèces étaient très répandues et ce, dans tous les types de sols. Seuls Mortierella vinacea et M. nana étaient caractéristiques des forêts de conifères et des peuplements mixtes de conifères et de feuillus. Les populations de champignons étaient mieux caractérisées par la concentration de calcium dans la litière (faible sous les conifères) que par le gradient d'humidité. Dans les peuplements de saules établis sur les barres de sable de la rivière Wisconsin, on a trouvé un bon nombre de champignons caractéristiques des dunes et des déserts qui, grâce à leurs hyphes à parois épaisses ou à certaines structures de reproduction, pouvaient survivre à des sécheresses périodiques (Gochenaur et Backus, 1967). Mucor hiemalis était le seul phycomycète abondant. Ce groupe, qui domine souvent dans les populations des sols forestiers, ne représente que 10 % des espèces trouvées dans les barres de sable.

Une étude comparative portant sur les champignons des sols forestiers et agricoles de la Géorgie (Miller et al., 1957) indique que des espèces du genre Penicillium spp. et les diverses espèces que comprend le groupe des mucorales (Mortierella, Absidia, Zygorhynchus) sont répandues en forêt, tandis que les Fusarium et Aspergillus abondent dans les champs. La tendance générale semble donc la même que ce qu'indiquent les résultats des travaux de Bisby et al. (1933, 1935) réalisés au Manitoba. Dans une pinède de Grande-Bretagne, on a observé (Ellis, 1940) une différence caractéristique entre les champignons croissant en surface, à température élevée, (par exemple, Trichoderma) et ceux

qui se développent en profondeur, à basse température (Mucor, Penicillium et Cylindrocarpon spp.), ce qui correspond également aux résultats obtenus au Manitoba. Thornton (1956) pensait que la distribution des mucorales indiquerait le degré d'acidité des sols forestiers, Mortierella ramannianus et M. gracilis se trouvant dans les podzols acides et M. humilis, M. nana et M. stylospora, dans les sols bruns forestiers moins acides. On a indiqué que les principaux champignons microscopiques d'une forêt boréale de la Saskatchewan (Morrall et Vanterpool, 1968) étaient des Mortierella spp. Penicillium spp. et Oidiodendron spp. et qu'il n'y avait pas d'Aspergillus ni de Fusarium. On a remarqué qu'il y avait là une certaine similitude avec les résultats des études sur les forêts du Wisconsin. Reddy et Knowles (1965) se sont servis de la technique d'extraction par lavage d'échantillons de terre pour étudier le sol d'une forêt boréale du Québec: les Penicillium spp., Aureobasidium, et levures dominaient dans les eaux de lavage, tandis que le nombre de mucorales sur les particules de terre lavée avait considérablement augmenté. Par l'addition d'urée, composé ayant pour effet d'élever le pH du sol, on éliminait bon nombre des mucorales. Les auteurs ont signalé qu'ils avaient eu certaines difficultés à appliquer les techniques de lavage aux particules organiques de la couche F, car ils trouvaient des micro-organismes en nombre relativement élevé dans les eaux après des lavages répétés. Souvent on se limite à l'étude des sols minéraux comme c'est le cas de Widden (1979) qui compare les champignons dans les sols des forêts d'arbres à feuilles caduques du sud du Québec. Cette situation est partiellement due aux difficultés qu'éprouvent les chercheurs à trouver une technique appropriée pour faire l'étude quantitative des couches organiques supérieures.

Bon nombre d'études portent sur les changements qu'on observe chez les populations de champignons suivant la profondeur de prélèvement. Williams (1963) et Williams et Parkinson (1964) n'ont trouvé que relativement peu d'espèces dans les horizons inférieurs qui constituent un milieu beaucoup plus stable que les couches superficielles. Ils n'ont observé aucune fluctuation saisonnière dans les horizons inférieurs. Ils ont par ailleurs noté que la distribution d'un Phialophora sp. suivait celle des racines dans le sol minéral. D'autres espèces, par exemple Trichoderma album et Paecilomyces sp., devenaient plus abondantes en profondeur et colonisaient indifféremment les particules d'humus et les fragments de racines. Enfin, les populations du sous-sol étaient généralement constituées d'un groupe unique et distinct de champignons. Soderstrom et Baath (1978) notent: "Il y a plus de différences entre deux horizons séparés de quelques centimètres de profondeur qu'entre deux couches identiques éloignées l'une de l'autre de plusieurs centaines de kilomètres." On a trouvé différents groupes de Mortierella spp. dans les divers horizons d'un podzol et les populations d'Oidiodendron et de Tolypocladium augmentaient en fonction de la profondeur. On a montré que Tolypocladium exerce sur un très grand nombre d'organismes un puissant effet antagoniste qui surpasse de loin celui de producteurs d'antibiotiques mieux connus comme Trichoderma viride. On a avancé l'hypothèse que la production d'antibiotiques serait particulièrement importante chez les espèces à croissance lente colonisant des milieux relativement inhospitaliers (Lundgren, Baath et Soderstrom, 1978). Jensen (1963a) a également constaté que certains Mortierella spp., et plus particulièrement M. nana, étaient caractéristiques du sous-sol d une forêt de hêtres danoises. Selon une étude portant sur plusieurs peuplements de conifères au Canada (Widden et Parkinson, 1973), la microflore du sous-sol peut être caractéristique du lieu. Paecilomyces variabilis et Torulomyces lagena dominaient en Ontario, tandis que

Verticillium chrysosporium et Oidiodendron se rencontraient dans les montagnes de l'Alberta.

Burges (1963b) a décrit l'aspect des hyphes de champignons colonisant divers horizons du sol minéral. Dans l'horizon A_1, les hyphes se trouvent plutôt sur les masses de matière organique et divers types s'entremêlent. Des hyphes relativement longs et dépourvus d'embranchements traversent le sol minéral entre deux particules organiques. Les hyphes de l'horizon B se trouvent sur des grains de sable, mais ils semblent vieux et "partiellement momifiés par l'acide humique qui s'y incruste." Burges suppose qu'ils résistent relativement bien aux attaques des animaux et des bactéries du sol et persistent longtemps une fois morts. Dans l'horizon C, les hyphes sont très rares et forment la plupart du temps des agrégations.

Les organismes qui vivent profondément dans le sol sont probablement très bien munis pour survivre dans un milieu où les ressources en éléments nutritifs sont rares et, dans les régions froides, ils doivent pouvoir se développer de façon satisfaisante à basse température. Dans les sols superficiels par contre, les sources de substrats sont plus variées et les conditions du milieu fluctuent davantage, ce qui est favorable aux espèces à croissance rapide ou aux organismes relativement spécialisés. On a montré que dans un mor, chacun des horizons organiques superficiels (L, F, H) est colonisé par une microflore qui lui est propre. Il s'agit là d'une succession de microorganismes qui colonisent la litière à des stades croissants de décomposition.

Bien que l'une ou l'autre des levures, ascomycètes ou basidiomycètes puissent dominer en nombre ou en masse dans certaines circonstances, on les a moins étudiés que les phycomycètes et les Fungi Imperfecti. Jensen (1963b) a dénombré des populations de levures allant jusqu'à 100 000 g^{-1} dans le mull et jusqu'à 500 000 g^{-1} dans les mors. Il signale que bien des levures ne survivent pas à l'acidité qui caractérise les milieux habituels utilisés pour la culture des champignons, ce qui peut expliquer pourquoi on ne les trouve qu'en nombre réduit dans bien des études. Les levures caractéristiques qu'il a trouvées dans le sol (Candida, Torulopsis) étaient des organismes à croissance rapide non fermentatifs capables de décomposer les glucides et de survivre dans un milieu alcalin ou modérément acide. Elles s'apparentaient aux "champignons glucidolytiques" du point de vue des besoins nutritifs et des caractéristiques biochimiques. Reddy et Knowles (1965) ont observé une augmentation des populations de levures dans des forêts de conifères après addition d'urée, produit qui a pour effet d'alcaliniser le milieu. Di Menna (1960) a signalé qu'en Nouvelle-Zélande les levures étaient moins abondantes dans les forêts que dans les pâturages; la valeur maximum de ses comptages (30 000 g^{-1}) était de beaucoup inférieure aux résultats de Jensen. Les amibes du sol consommant beaucoup de levures (Heal, 1963), le nombre de ces dernières peut varier rapidement.

Comme on l'a mentionné auparavant, il est difficile de cultiver des basidiomycètes sur gélose, de sorte qu'on n'en tient généralement pas compte dans les études taxonomiques des champignons. Russell (1956) a pu améliorer la sélectivité de la gélose au malt en y incorporant de l'o-phényl phénol, produit relativement toxique pour les champignons microscopiques. Par la technique d'isolement des hyphes, on a montré que les basidiomycètes sont communs dans les sols cultivés où l'on voit rarement des sporocarpes (Warcup,

1959; Warcup et Talbot, 1962). On peut reconnaître les hyphes de basidiomycètes aux "boucles" caractéristiques qu'ils présentent, mais il faut obtenir une fructification pour faire l'identification positive des espèces. Il s'agit là d'une tâche difficile et laborieuse. Des travaux récents indiquent qu'on pourrait se servir des formes isoenzymatiques de la laccase, de l'estérase et de l'amylase pour distinguer entre eux les mycéliums de quatre espèces de basidiomycètes saprophytes du bois (Schuster et Jung, 1981).

Un certain nombre d'études ont montré que la biomasse des seuls sporocarpes de basidiomycètes peut être considérable dans certaines forêts (Hora, 1959; Hering 1966b; Richardson, 1970). Selon les calculs de Harley (1971), si toutes les fructifications des basidiomycètes étaient des mycorhizes tirant tout le carbone dont ils ont besoin des arbres qu'ils colonisent, leur production pourrait nécessiter jusqu'à 10 % du produit net de la photosynthèse des plantes vasculaires. L'évaluation quantitative de la biomasse mycélienne des basidiomycètes pose un problème extrêmement difficile, bien que la technique des anticorps fluorescents que mettent actuellement au point Frankland et al. (1981) semble prometteuse.

2.3 Interactions microbiennes

On explique souvent les effets antagonistes de certains micro-organismes dans le sol en supposant que ceux-ci produisent des antibiotiques, mais il est généralement impossible de prouver cette affirmation, car les quantités d'antibiotiques en jeu sont très petites. Weindling (1932, 1934, 1937) a remarqué que Trichoderma viride, lorsqu'il se développait à proximité de Rhizoctonia solani, champignon pathogène pour les racines, pouvait agir sur ce dernier de façon que ses hyphes se remplissent d'une substance jaune foncé, ce processus aboutissant souvent à l'autolyse ou à la rupture au niveau d'un septum. Selon lui, un "principe létal" serait ici en jeu. Il semble que cette substance se dégrade rapidement en milieu de culture, plus particulièrement lorsque le pH est élevé. Il a été possible d'en contrer l'action en réalisant une absorption sur charbon. En 1937, Weindling a réussi à l'isoler: il l'a appelée gliotoxine. D'autres travaux réalisés par la suite ont montré que T. viride produit une substance encore plus toxique pour d'autres champignons: on l'a appelée viridine (Brian et McCowan, 1945). Beaucoup ont pensé que Trichoderma viride connaîtrait un grand succès comme antibiotique, mais jusqu'à maintenant, leurs espoirs ne se sont pas réalisés. Jeffreys et al. (1953) ont isolé 65 espèces de champignons du sol d'une lande acide et montré qu'une bonne moitié d'entre eux avait une action antibiotique quelconque. Seuls les phycomycètes, les "champignons glucidolytiques" à croissance rapide, ne produisaient aucune substance fongistatique. Ils se sont néanmoins révélés relativement résistants aux antibiotiques produits par d'autres espèces. Park (1960) a insisté sur l'importance de la résistance aux antibiotiques, remarquant que cette propriété venait étayer l'hypothèse qu'il défendait, à savoir que les phénomènes d'antagonisme qu'on observe dans le sol sont généralement le résultat d'une action antibiotique.

Dobbs et Hinson (1953) ont étudié une forme d'antagonisme qui fait que les spores de certains champignons ne germent pas lorsqu'elles sont mises en terre. Des spores qui germaient rapidement dans l'eau ne montraient aucune croissance dans la terre, même dans un sol humide. Certains traitements permettaient de faire germer des spores dans le sol: stérilisation à

l'autoclave, séchage à l'air prolongé, addition de glucose ou de très petites particules de charbon. On a émis l'hypothèse que le sol contiendrait un "facteur fongistatique très répandu," peut-être un composé organique. On a avancé que l'action fongistatique pourrait en fait profiter dans certains cas aux organismes inhibés en les empêchant de se développer là où les ressources en éléments nutritifs ne permettraient pas de croissance végétative. Des recherches réalisées par la suite (Dobbs et al., 1960) ont montré que l'état de dormance des spores dans le sol n'était pas un phénomène aussi général qu'on l'avait d'abord pensé puisque l'intensité de l'action inhibitrice semblait varier suivant les saisons et qu'elle était considérablement réduite en hiver. Dans certains humus forestiers, on n'a détecté aucune action fongistatique; en fait ceux-ci pouvaient même contrer cet effet lorsqu'on les mélangeait à d'autres types de sols.

Lingappa et Lockwood (1961) ont poursuivi l'étude des substances fongistatiques. Ils ont éliminé la possibilité que des produits volatils soient en jeu, montré que les glucides et les acides aminés avaient divers effets antagonistes et constaté que bon nombre de spores disparaissaient complètement lorsqu'on les mettait en terre, apparemment consommées par d'autres organismes. Ils ont avancé l'hypothèse que les spores servaient de "microsubstrats nutritifs" dans le sol et que les microbes, se développant rapidement à proximité, finissaient par produire des substances fongistatiques en quantité suffisante pour empêcher leur germination. En inoculant divers micro-organismes dans de la terre stérilisée, ils ont constaté que tous les champignons, bactéries et actinomycètes testés pouvaient inhiber la germination des spores de champignons (Lockwood et Lingappa, 1963). Lorsque les spores étaient inoculées dans une terre non stérilisée, l'absorption d'oxygène augmentait dans une proportion mesurable. L'inoculation de spores tuées ou d'eaux de lavage de spores ne contenant pas de cellules produisait des résultats semblables. Ils ont donc conclu que l'augmentation de la respiration était due à l'assimilation des spores ou de leurs sécrétions (Lingappa et Lockwood, 1964). Les isolats de streptomycètes agissaient de deux façons contre les spores de champignons. Autour des souches productrices d'antibiotiques, il se créait des zones d'inhibition des spores dont la grandeur était indépendante de la concentration des éléments nutritifs dans la gélose. Autour des souches ne produisant pas d'antibiotiques, il apparaissait des zones d'inhibition qui rapetissaient à mesure que la teneur en éléments nutritifs de la gélose était augmentée. Il était possible de reproduire ces zones d'inhibition de taille variable en lessivant les éléments nutritifs de la gélose avec de l'eau courante dont on pouvait faire varier le débit (Hsu et Lockwood, 1969). Finalement, on a mis au point un système assez perfectionné pour montrer qu'il était possible d'expliquer l'action fongistatique uniquement par l'assimilation microbienne des sécrétions des spores (Sneh et Lockwood, 1976). On a marqué des spores de Lochliobolus victoriae au ^{14}C en cultivant le mycélium de ce champignon dans un milieu de culture additionné de glucose marqué au ^{14}C. Les spores ont ensuite été étalées sur un filtre de papier stérile placé sur un appareil permettant le lessivage à différents débits. Les sécrétions produites ont été recueillies, puis mesurées dans un compteur à scintillations. On a évalué indirectement les sécrétions des spores sur le sol en mesurant la quantité de $^{14}CO_2$ produite par les micro-organismes qui les ont assimilées. Les spores lessivées à faible débit pouvaient germer même si elles avaient perdu une quantité considérable de sécrétions, mais la germination était inhibée lorsque le débit du lessivage était augmenté. Cependant, même au débit maximum qu'on pouvait atteindre avec

l'appareil de lessivage, il était impossible de recueillir autant de sécrétions qu'il y avait de $^{14}CO_2$ produit dans le sol. On a conclu que la terre était un "capteur" de sécrétions très efficace et que les quantités captées dépassaient de beaucoup la limite nécessaire pour qu'il se produise une action fongistatique. Lorsque les ressources en éléments nutritifs étaient moins limitées, les spores pouvaient conserver ou réabsorber leurs propres sécrétions, ce qui leur permettait de synthétiser le tube germinatif.

L'action antibiotique et la compétition sont deux causes probables d'antagonisme. Park (1955, 1957) a comparé le comportement de deux groupes de champignons en présence de cultures de Bacillus spp. Les champignons pédologiques indigènes (Mucor, Fusarium, Penicillium, etc.) ont réussi à coloniser de la terre additionnée de matières végétales; ils germaient d'abord, puis formaient un petit mycélium viable qui produisait des spores; puis le cycle recommençait. Leur progression était souvent lente et des petits segments d'hyphes se brisaient dans les zones où des bactéries s'étaient nourries. Les champignons "exotiques" ne pouvaient survivre qu'en produisant des spores dormantes à parois épaisses. Si elles germaient, elles ne pouvaient survivre à la compétition que leur faisaient les Bacillus qui souvent provoquaient la lyse de leurs hyphes. L'action lytique dont sont généralement capables les Bacillus spp. se traduit par la présence d'enzymes, comme la chitinase et la laminarinase, qui exercent leur action sur les composantes de la paroi cellulaire des champignons (Mitchell et Alexander, 1963).

Les champignons servent de substrat aux bactéries et aux actinomycètes du sol, mais d'après Lockwood (1968), la nature de leur interaction dépend des ressources en éléments nutritifs du milieu. Un champignon qui s'est bien développé parce que le milieu contenait suffisamment d'éléments nutritifs résiste mieux aux attaques des bactéries et des streptomycètes. Lockwood (1968) remarque que la lyse n'est jamais une action directe exercée sur le champignon vivant, mais qu'elle résulte plutôt de la compétition pour les éléments nutritifs. La lyse ne résulte pas d'une action extérieure; en fait le champignon s'autolyse, car les éléments nutritifs nécessaires à sa survie sont insuffisants. Dickinson et al. (1981) n'acceptent pas cette interprétation des effets de la compétition pour les éléments nutritifs. Ils soulignent que lorsque qu'un actinomycète exerce une action "antagoniste" sur un hyphe de champignon, il n'est pas en compétition pour des éléments nutritifs, mais il va les chercher directement chez le champignon. Ils ont constaté que la germination des conidies de streptomycètes était généralement stimulée en présence d'hyphes mycéliens. La lyse des hyphes par les actinomycètes n'était pas nécessairement avantageuse, ceux-ci pouvant obtenir plus d'éléments nutritifs en évitant un tel "hyperparasitisme." Leurs filaments mycéliens pouvaient dès lors se développer au dépens de ceux du champignon.

Certaines espèces bactériennes se font également concurrence entre elles. Chan et al. (1963) ont cultivé des mélanges de bactéries comprenant cinq espèces (Agrobacterium radiobacter, Arthrobacter citreus, Azotobacter chroococcum, Bacillus cereus et Pseudomonas sp.) sur des extraits de terre et de racines. Arthrobacter était l'organisme le plus abondant dans les extraits de terre, tandis que Pseudomonas dominait dans les extraits de racines. Bacillus et Azotobacter ont donné de piètres résultats dans les deux types de milieux. Fait plutôt étonnant, on a constaté que les organismes très

apparentés semblaient moins se concurrencer que les espèces plus éloignées. On a remarqué que plusieurs espèces de bactéries coccoïdes bien différenciées ne manifestaient aucune propension à se déloger les unes les autres lorsqu'elles étaient cultivées ensemble sur une boîte de Petri. (Lowe et Gray, 1973b). Par contre, on a observé une compétition marquée dans des cultures de Pseudomonas et d'Arthrobacter (Sieburth, 1967). Pseudomonas produisait deux composés inhibiteurs: une substance gommeuse en présence de laquelle les cellules d'Arthrobacter s'agglutinaient en masse et un antibiotique exerçant une action inhibitrice directe. Les Pseudomonas cultivés seuls pendant un certain temps perdaient la capacité de produire ces substances.

On a émis diverses hypothèses pour expliquer pourquoi des espèces gram-négatives comme Pseudomonas prédominent dans la rhizosphère, tandis que les espèces s'apparentant à Arthrobacter sont plus répandues dans les sols minéraux. L'une des explications les plus évidentes serait que les exsudations des racines stimulent de préférence les espèces de la rhizosphère. Chan et Katznelson (1961) ont remarqué chez les Pseudomonas gram-négatifs une propension générale à produire des pigments acides fluorescents inhibant directement la croissance d'espèces absentes de la rhizosphère. Le fait que Pseudomonas ne réussisse pas à concurrencer Arthrobacter dans les sols minéraux pourrait être simplement dû à une différence de réaction à l'assèchement. Robinson et al. (1965) ont dénombré ces organismes par comptages sur boîte de Petri à intervalles réguliers en cours de séchage; ils ont noté que les populations de P. fluorescens déclinaient rapidement et étaient disparues des échantillons de terre sèche au bout d'un mois. Il semble que cette bactérie soit disparue plus rapidement des cultures mixtes, contrairement à Arthrobacter, qui était relativement peu affecté par le séchage, qu'il soit cultivé ou non avec d'autres organismes. Une expérience semblable de Chen et Alexander (1973) a révélé qu'Arthrobacter persistait pendant 90 jours dans la terre desséchée. Les Bacillus spp. et certains actinomycètes survivaient également à l'assèchement en produisant des spores.

Les interactions microbiennes dans les sols forestiers ne sont pas toujours de nature concurrentielle ou antagoniste. Dans la rhizosphère, l'association des basidiomycètes du mycorhize et des Pseudomonas gram-négatifs semble profiter aux deux micro-organismes participants, car on constate que les populations bactériennes associées à des mycorhizes sont plus importantes que celles des racines non infectées (Katznelson et al., 1962). On pense que les bactéries qui fixent l'azote apportent une quantité importante de cet élément à certains stades de la décomposition des débris ligneux de la litière, ce qui stimule l'activité des champignons lignolytiques. Il y a bien d'autres cas de coopération entre les populations microbiennes qui se succèdent sur les substrats en décomposition, l'action d'un groupe d'organismes donné étant nécessaire pour le groupe suivant.

3. DÉTERMINATION DE LA BIOMASSE MICROBIENNE DES SOLS FORESTIERS

La mesure de la biomasse microbienne est un problème ardu pour les microbiologistes. L'estimation de la respiration microbienne (c'est-à-dire l'absorption d'O_2 et la libération de CO_2) ne pose pas de difficultés particulières, mais il en est tout autrement lorsqu'il s'agit de déterminer en quelle mesure participe chacun des différents groupes d'organismes

concernés. On peut facilement observer des cellules bactériennes, des hyphes de champignons et d'actinomycètes, etc. dans le sol, mais il est impossible de déterminer si ces organismes sont vivants et, le cas échéant, s'ils sont en train de métaboliser le substrat ou s'ils traversent une période de "dormance." Comme on l'a déjà indiqué, le comptage sur boîte de Petri ne reflète pas, que ce soit qualitativement ou quantitativement, la microflore du sol dans sa totalité. Certains organismes, notamment les basidiomycètes, ne peuvent se développer sur une gélose même dans les conditions les plus favorables, lorsqu'ils sont beaucoup moins concurrencés par la multitude d'espèces à croissance rapide qu'on trouve toujours dans le sol. Le mode de préparation des dilutions en série (agitation d'un mélange de terre et d'eau) et les conditions de culture sur gélose (humidité et température favorables, abondance d'éléments nutritifs) facilitent beaucoup l'isolation des spores et favorisent leur germination et leur croissance. Les micro-organismes actifs qui sont fermement fixés à un substrat duquel ils tirent leurs éléments nutritifs risquent de se trouver dans le culot ou dans le surnageant, les deux portions rejetées de la dilution. A ces difficultés s'ajoute celle d'attribuer une "valeur moyenne" à la biomasse des cellules microbiennes pour être en mesure de convertir leur nombre en poids. Cette opération risque d'être arbitraire si l'on ne connaît pas de façon détaillée les caractéristiques de la population étudiée.

La première méthode de mesure vraiment quantitative de la biomasse du sol a été la méthode sur pellicule de gélose de Jones et Mollison (1948). Les frottis colorés de terre qu'on employait auparavant ne donnaient que des résultats semi-quantitatifs à cause de l'imprécision liée à la quantité de terre examinée dans la dilution, même si Thornton et Gray (1934) avaient partiellement résolu ce problème en incorporant des particules d'indigo de taille et de densité semblables à celles des bactéries. Dans la méthode d'analyse sur pellicule de gélose, on mélange dans un mortier un poids connu de terre avec une petite quantité d'eau au moyen d'un pilon. On dilue ensuite cette suspension avec de la gélose fondue de façon à obtenir un volume déterminé, puis on dépose une petite quantité de ce mélange sur une lame d'hémocytomètre. Une fois refroidie, la gélose forme une mince pellicule d'épaisseur connue (0,1 mm); on peut alors la transférer sur une lame de microscope ordinaire et la colorer. On détermine ensuite la taille et le nombre de cellules et d'hyphes présents dans un certain nombre de champs d'examens choisis au hasard. En multipliant la surface des champs microscopiques examinés par l'épaisseur de la lame d'hémocytomètre, on peut déterminer le volume de suspension de terre observé et, en appliquant le facteur de dilution, le nombre de structures par gramme.

Skinner, Jones et Mollison (1952) ont plus tard comparé cette technique avec les résultats des comptages sur boîte de Petri. Par rapport à ces derniers, le comptage "direct" sur pellicule donnait des valeurs de 40 à 50 fois supérieures dans le cas des bactéries, et de 4 à 6 fois supérieures dans le cas des fragments mycéliens. En outre, la corrélation entre les deux ensembles de données pour différents types de sols était faible. Les chercheurs ont donné plusieurs raisons pour expliquer pourquoi on obtient une sous-estimation avec la méthode du comptage sur boîte de Petri: les grappes de bactéries peuvent ne former qu'une seule colonie dans la boîte, certains organismes viables sont éliminés par compétition et l'action sélective du milieu et l'incubation en condition aérobie excluent de nombreux individus. L'imprécision du comptage direct sur pellicule de gélose vient du fait qu'on colore les particules non viables et que la séparation des divers groupes

taxonomiques pose des problèmes. Avec les deux méthodes, il est difficile de convertir le nombre d'organismes comptés en termes de biomasse, car il faut pour ce faire estimer la taille et la densité moyenne du cytoplasme des microbes.

Comme l'a montré Swift (1973), le nombre d'organismes visibles sur une pellicule de gélose a tendance à augmenter avec la durée de la macération, du moins jusqu'à un certain point. L'emploi d'un mélangeur ou d'un appareil à ultrasons au lieu d'un mortier et d'un pilon pour faire le mélange peut donner une meilleure dispersion et accroître la visibilité dans la pellicule. Jenkinson et al., (1976) ont estimé à 1,99, 3,38 et 4,96 mm^3 la biomasse microbienne dans des échantillons de terre de 1 g respectivement préparés avec un mortier et un pilon, un mélangeur et un appareil à ultrasons. Ils ont indiqué que l'augmentation du nombre de structures cylindriques (c'est-à-dire les hyphes) était la principale raison de ces différences. Babiuk et Paul (1970) ont obtenu des résultats semblables.

On a d'abord proposé d'employer du bleu d'aniline pour faire une coloration sélective de la biomasse vivante (Jones et Mollison, 1948). Frankland (1974, 1975) a constaté que les "hyphes fantômes," dépourvus d'organites cellulaires visibles, étaient également colorés et pouvaient représenter jusqu'à 45 % de la "biomasse" fongique dans certains horizons minéraux. Ces hyphes fantômes devenaient mauve terne à la coloration; ils étaient visibles au microscope à contraste de phase, mais non à l'observation sur fond clair. On a également utilisé des colorants fluorescents à la lumière ultraviolette (Trolldenier, 1973). L'orangé d'acridine (Strugger, 1948) est supposé colorer en vert les cellules vivantes et en orangé les cellules mortes, mais Casida (1971) a obtenu des résultats qui mettent en doute la validité des caractéristiques de cette coloration vitale. Babiuk et Paul (1970) ont décrit une façon d'utiliser l'isothiocyanate de fluorescéine, un colorant qui se lie à certaines protéines, pour quantifier la biomasse bactérienne d'une prairie.

Au lieu de préparer une pellicule de gélose, on peut filtrer un volume connu d'une suspension de terre et compter les organismes retenus sur le filtre. Au moyen d'un microscope équipé d'un appareil à dessin, Hansen et al. (1974) ont reproduit, sur du papier portant des carrés de 9 cm de côté, des longueurs d'hyphes mycéliens retenus sur une membrane filtrante. Bien qu'ils aient employé une méthode statistique de classification des longueurs plutôt compliquée pour déterminer la longueur totale d'un hyphe, Sundman et Sivela (1978) ont indiqué qu'il était plus rapide et plus précis de faire les mesures au compas. Si l'on a un oculaire à grille, on peut appliquer la méthode des intersections d'Olson (1950). Faegri et al. (1977) ont fait une série d'homogénéisations et de centrifugations pour séparer la biomasse des bactéries de celle des champignons et filtrer chacune séparément. Les organismes recueillis sur les filtres étaient colorés directement à l'orangé d'acridine, puis comptés au moyen d'un oculaire à grille. Les surnageants filtrés contenaient des bactéries en nombre exceptionnellement élevé (l'équivalent de $15 \times 10^{11} \times g$ de poids sec). Dans un article publié ultérieurement, Torsvik et Goksoyr (1978) ont publié des valeurs d'ADN pour la fraction bactérienne qui corroboraient les valeurs élevées obtenues au comptage. Baath et Soderstrom (1980) ont indiqué que la méthode de filtration sur membrane était plus rapide que celle de la pellicule de gélose, mais donnait des résultats de 1,1 à 3,9 fois inférieurs. Ils ont pensé que le

filtre pouvait réduire la visibilité et plus particulièrement dans le cas des "hyphes fantômes" qui étaient spécialement abondants dans les sols agricoles. Ils ont néanmoins trouvé encourageante la forte corrélation (r^2 = 0,94) entre les résultats obtenus avec ces deux méthodes sur 10 types de sols.

Il serait utile d'avoir une méthode qui élimine tout le travail lié au comptage des cellules et à la mesure de la longueur des hyphes et qui éliminerait aussi l'incertitude liée à la conversion des nombres en biomasse. A cette fin, Jenkinson et Powlson (1976a) ont indiqué que dans un sol traité au chloroforme, les survivants convertissent rapidement les organismes morts en CO_2. Selon eux, l'importance de cette "bouffée de CO_2" pourrait servir à mesurer la biomasse du sol avant la fumigation (Jenkinson et Powlson, 1976b). Cette idée a suscité beaucoup d'intérêt à cause de sa simplicité. Malheureusement, la fraction de biomasse tuée ("t") assimilée par les organismes survivants peut varier selon le type de sol analysé et la nature des organismes qui sont tués et qui survivent. On a ajouté à divers types de sols prélevés dans les parcelles Broadbalk à Rothamsted des cellules de Nitrosomonas marquées au ^{14}C puis lyophilisées; au cours des 10 jours suivant la chloroformisation des échantillons de terre, environ 30 % du ^{14}C a été libéré à une température de 25°C. On a ensuite fait d'autres tests avec deux levures, deux champignons glucidolytiques, sept bactéries et un actinomycète; on a obtenu des chiffres supérieurs, la valeur de "t" variant de 39,7 % dans le cas d'un Clostridium sp., à 59,7 % dans le cas de Saccharomyces cerevisiae; la moyenne était de 50,0 % (Jenkinson, 1976). Nitrosomonas semblait atypique. Anderson et Domsch (1978a) ont marqué au ^{14}C des bactéries et des champignons glucidolytiques de trois sols arables et des horizons mixtes LFH d'un sol forestier. Pour les champignons, la minéralisation moyenne était de 45 % dans les terres arables et de 40 % dans le sol acide forestier; les proportions étaient respectivement de 35 % et 26 % pour les bactéries. Ces résultats ont été regroupés et, en posant une valeur "caractéristique" de 3:1 pour le rapport entre la biomasse des champignons et celle des bactéries, on a obtenu pour l'ensemble un "t" de 0,41. Ce coefficient combiné s'est révélé très sensible aux variations de la biomasse bactérienne: si cette dernière augmentait de 25 % à 40 %, le taux d'erreur était de 80 %. On n'a pas commenté les différences entre sols arables et sols forestiers.

Certaines des premières études réalisées par le groupe de Jenkinson remettent également en question l'applicabilité générale de la technique de fumigation au chloroforme, en particulier dans le cas des sols forestiers. Powlson et Jenkinson (1976) ont trouvé un sol acide forestier dans lequel le taux de respiration durant les 10 jours suivant la fumigation était inférieur à celui observé dans le sol non traité. Même l'inoculation n'a pas réduit de façon significative la "phase de latence" précédant la consommation d'O_2 dans ce sol. Les chercheurs n'ont pas considéré qu'il y avait eu immobilisation du carbone. Selon eux, la fumigation ne libérerait que peu de substrats décomposables ou encore, la décomposition du substrat serait inhibée en milieu acide. Ils ont conclu que la biomasse des sols acides est très réduite, ce qui semble discutable.

Ross et al. (1980) ont obtenu des résultats contradictoires en Nouvelle-Zélande; ils ont mesuré la biomasse de prairies dont le sol différait par l'humidité, le pH et la teneur en matières organiques. Pour leurs calculs, ils ont légèrement modifié la méthode de Jenkinson et Powlson (1976b), définissant la "bouffée de respiration" comme étant toute la période

durant laquelle la respiration dans le sol traité est supérieure à celle de l'échantillon témoin (entre six et 15 jours). Ils ont supposé que le facteur "t" était de 0,45 quelle que soit la durée de la "bouffée." Si Jenkinson et Powlson avaient utilisé la respiration mesurée dans le sol non traité des jours 11 à 21 comme valeur "témoin," Ross et al. (1980) ont tiré cette valeur de la période de respiration "la plus constante" dans le sol non traité. Les quatre sols les plus acides étaient les plus riches en biomasse; il s'agissait aussi des sols les plus humides et les plus riches en matières organiques. La teneur en matières organiques, l'humidité, la biomasse et l'acidité ont toutes présenté une corrélation positive hautement significative, tout comme la quantité d'ATP et d'azote minéral libérés durant la "bouffée."

Il s'agit ici de savoir si la fumigation au chloroforme donne des résultats valables dans le cas des sols forestiers. Il se peut que les microorganismes des sols forestiers possèdent des propriétés particulières qui ont pour effet net d'immobiliser le carbone après la fumigation, contrairement à ce qui se produit dans les sols agricoles. Par contre, la macération des échantillons prélevés dans les horizons organiques du sol forestier pourrait entraîner une libération anormalement prolongée de CO_2 surtout si les échantillons contiennent des racines. En enlevant ces dernières, on risque d'éliminer une importante composante de la microflore (mycorhizes). Il serait bon de faire d'autres études pour déterminer l'applicabilité de la fumigation au chloroforme comme méthode de mesure de la biomasse des sols forestiers.

Selon Anderson et Domsch (1978b), la variation initiale de la respiration des microbes après incorporation de glucose dans le sol pourrait s'avérer plus rapide et plus pratique pour mesurer la biomasse que la fumigation au chloroforme. Dans des échantillons de terre additionnée de glucose solide (terre humide mélangée au batteur électrique) le taux de production de CO_2 est demeuré linéaire pendant huit heures après le traitement. La corrélation avec les résultats obtenus par la technique de Jenkinson et Powlson est élevée ($r = 0,96$). Il faut enlever les racines, car elles pourraient capter tout le glucose. On doit d'abord étalonner la méthode en faisant une estimation indépendante de la biomasse afin de pouvoir convertir la production de CO_2 en poids d'organismes. En comparant les résultats avec ceux de la fumigation au chloroforme, on a établi qu'un taux de libération de 1 mg de CO_2 h^{-1} correspond à environ 40 mg de carbone de biomasse microbienne.

En principe, on pourrait déterminer la biomasse en établissant une corrélation semblable avec bon nombre de tests enzymatiques. Nannipieri et al. (1978) ont montré qu'il était possible dans certaines conditions d'établir des corrélations entre la production de CO_2, la phosphatase, l'uréase et l'ATP, et la somme des biomasses de champignons et de bactéries déterminées au microscope. Bien que la corrélation entre l'ATP et la biomasse ne se faisait qu'en présence d'un excès de phosphate inorganique, la corrélation entre la phosphatase et la biomassse ne se faisait, elle, que lorsqu'il y avait une déficience en P. Comme la production de CO_2 culminait 18 à 24 heures avant la production de biomasse, la corrélation était plutôt faible. Dans l'ensemble, c'est avec l'uréase qu'on a obtenu la meilleure corrélation. Domsch et al. (1979) ont envoyé des échantillons doubles de six sols différents à quatre laboratoires d'Allemagne et de Suède pour en faire évaluer la biomasse et les soumettre à divers tests enzymatiques. Il y avait

intercorrélation entre les résultats de tous les tests enzymatiques et c'est une épreuve sur la déshydrogénase qui a donné les résultats les plus cohérents. Il n'y avait pas de corrélation entre les résultats des comptages sur boîte de Petri et la valeur de la biomasse mesurée par observation directe, ni entre les données des différents laboratoires. La méthode consistant à incorporer du glucose, mise au point par Anderson et Domsch (1978b), a donné des valeurs excessivement élevées.

Il est possible de mesurer diverses composantes de la cellule microbienne et, si leur rapport avec le poids total du micro-organisme est connu (et passablement constant), on peut faire une estimation raisonnablement précise de la biomasse microbienne. L'ATP a déjà été mentionné au nombre de ces composantes. Lee et al. (1971), Ausmus (1973) et Eiland (1979) ont décrit des techniques de dosage de l'ATP dans le sol. On peut aussi déterminer la concentration dans le sol de certaines composantes de la paroi cellulaire des bactéries, notamment l'acide muramique (Millar et Casida, 1970). De même, on peut doser la chitine, une composante de la paroi cellulaire des champignons (Swift, 1973). Toutefois, comme ce composé est absent de la paroi cellulaire de certains phycomycètes, cette méthode donnerait de meilleurs résultats avec les tissus ligneux et autres substrats où dominent les basidiomycètes.

4. ACTIVITÉ DE LA MICROFLORE DES SOLS FORESTIERS

Parmi les méthodes de détermination de la biomasse microbienne décrites dans les pages précédentes, bon nombre sont basées sur la mesure de l'activité des microbes. La respiration, déterminée d'après l'assimilation d'O_2, permet d'estimer l'importance du métabolisme aérobie dans le sol. La production de CO_2 nous renseigne également sur la respiration, mais elle peut inclure une certaine part du métabolisme anaérobie. Les tests enzymatiques peuvent servir à mesurer la dégradation d'un composé donné, par exemple l'urée, la cellulose ou l'amidon, ou encore, ils peuvent nous renseigner sur un champ d'activités étendu et mal défini, comme c'est le cas avec le dosage de la phosphatase et de la déshydrogénase.

On peut également étudier l'activité microbienne en observant la succession des micro-organismes sur certains substrats. D'après les transformations chimiques qu'opère un micro-organisme en culture pure, on peut souvent déduire quelles seront les modifications chimiques qu'il déterminera en milieu naturel. De façon générale, les associations microbiennes et la proportion des différentes composantes chimiques du substrat changent suivant le stade de la décomposition.

4.1 Variations dans le temps et dans l'espace

Comme on l'a mentionné auparavant, les populations microbiennes sont généralement différentes d'un horizon à l'autre dans les sols forestiers. Timonin (1935) a remarqué que "la distribution des horizons microbiologiques semble coïncider avec celle des horizons morphologiques." L'étude de podzols au Québec (Gray et McMaster, 1933; Gray et Taylor, 1935) a montré que la production de CO_2 dans les horizons organiques superficiels est d'environ 20 fois supérieure à celle des horizons minéraux sous-jacents. Or, le nombre de micro-organismes ne diminue pas en proportion. Dans les podzols cultivés, on a constaté que les populations microbiennes augmentaient, mais que la

production de CO_2 diminuait. Dans une forêt d'épinettes, le processus de nitrification était nul dans les horizons organiques et lent dans l'horizon B, ce qui indique qu'il y aurait moins d'éléments inhibiteurs en profondeur.

Newman et Norman (1941) ont signalé que les différences de production de CO_2 entre les divers horizons d'un sol s'estompaient beaucoup si l'on exprimait cette valeur en fonction d'une unité de masse de matière organique. Cependant, la réaction à l'addition de matières organiques est différente selon l'horizon; dans le sous-sol la période de latence, avant que la production de CO_2 ne culmine, est plus longue et la baisse de production est ensuite plus rapide. Parkinson et Coups (1963) ont noté que l'absorption d'O_2 diminuait considérablement de l'horizon F_1 à l'horizon F_2 dans un podzol, mais que la biomasse des champignons n'était pas réduite en proportion. Selon eux, les hyphes "dans le sol intact étaient en dormance ou bien leur métabolisme était lent." La respiration, exprimée par unité de masse de matière organique, était maximum dans la couche A_2 de l'horizon minéral et dépassait même la valeur mesurée dans l'horizon organique H. Il semble que la faible humidité du sol ait limité l'activité des micro-organismes dans les horizons L et A_1, la présence d'inhibiteurs hydrosolubles pouvant également avoir un effet limitant dans l'horizon A_1. En général, on pourrait s'attendre que la respiration dans les sols forestiers soit plus élevée dans les horizons organiques que dans les horizons minéraux, qu'on l'exprime en termes de poids sec ou d'unité de matière organique. Au cours du processus de décomposition, les ramilles, feuilles, fragments d'écorce, etc. perdent d'abord les sucres et les autres composés énergétiques facilement décomposables qu'ils contiennent, de sorte qu'il ne reste plus que les composés résistants comme la cellulose et la lignine. Les restes d'une feuille peuvent avoir été attaqués par un certain nombre de micro-organismes et être passés dans l'appareil digestif de plusieurs animaux terricoles avant d'être décomposés en minéraux ou en composés humiques relativement inertes. Au fur et à mesure que la litière se fragmente, la surface de fixation pour les micro-organismes augmente, mais comme le carbone est limité, le métabolisme est réduit en conséquence.

L'approche expérimentale a aussi été utilisée sur le terrain et dans le laboratoire. Ainsi, on emploie des "sacs à litière" en filet de plastique ou de métal dans lesquels on dépose des feuilles, de petites branches, des cônes, des racines ou des substrats artificiels comme des bandes de cellulose. Un certain nombre de ces sacs sont déposés sur le sol de la forêt ou y sont enfouis; on fait des prélèvements à différents intervalles. On détermine le taux de décomposition en mesurant la baisse du poids du substrat. Souvent, on évalue en même temps les populations microbiennes ou on dose divers constituants chimiques. On peut aussi mesurer la production de CO_2 directement sur le terrain (Witkamp, 1966b).

En laboratoire, la mesure de la respiration d'un sol forestier est effectuée en conditions contrôlées. Waksman et Starkey (1924) ont indiqué que la production de CO_2 dépend de l'aération, de l'humidité, du pH, de la texture, de l'état chimique, de la teneur en matière organique, et de l'état de décomposition du sol ainsi que des sources de matière organique, et du nombre et de la nature des micro-organismes. On a fait des expériences en faisant varier tous ces facteurs, un par un ou plusieurs à la fois. En raison des interactions qui jouent entre eux, il est parfois difficile de tirer des conclusions générales. Selon Waksman et al. (1925), la décomposition de la

cellulose et de la lignine dans les sols forestiers est en grande partie accomplie par les champignons, les bactéries ne jouant qu'un rôle secondaire. Dans certains types de sols, le processus de décomposition est retardé, de sorte que la matière organique, ou "humus brut," s'accumule en quantité excessive à la surface. Ce phénomène s'accompagne d'une carence en éléments nutritifs et d'une mauvaise distribution de l'eau. La formation d'horizons organiques dans un sol ne signifie pas nécessairement que ce dernier est pauvre, puisque c'est là l'une des caractéristiques du mor dans les peuplements de conifères. La classification des couches organiques du sol forestier est une branche intéressante de l'étude des forêts et suscite actuellement beaucoup d'intérêt (Klinka et al., 1981).

La variation de l'activité microbienne selon le lieu se manifeste aussi sur une plus grande échelle, souvent en fonction des fluctuations locales d'humidité ou de température. Piene et Van Cleve (1978) ont constaté que le poids de bandes de cellulose placées dans une forêt d'épinettes très éclaircie diminuait plus rapidement que dans une forêt adjacente laissée intacte. Selon eux, cette différence venait du fait que la température du sol était plus élevée dans la forêt éclaircie. On a par ailleurs observé que la litière forestière se décomposait plus rapidement dans la plaine inondable d'un cours d'eau que sur un terrain adjacent plus élevé de 3 m, la transformation complète nécessitant 0,75 an dans le premier cas et 1,0 an dans le second (Bell et al., 1978). Garrett et Cox (1973) ont mesuré la production de CO_2 en milieu naturel à trois endroits différents d'une pente située dans une forêt de chênes et de caryers; ils ont constaté une activité plus grande au bas de la pente. Medina et al. (1980) ont également constaté que la respiration du sol était plus élevée dans les peuplements forestiers des basses terres que dans les forêts amazoniennes plus sèches, mais Reiners (1968) n'a trouvé aucune différence de production annuelle totale de CO_2 le long d'un gradient d'élévation, dans trois types de forêts du Minnesota. Mikola (1960) a remarqué que la vitesse de décomposition de la litière était plus élevée de 40 % dans les forêts du sud de la Finlande que dans les forêts du nord et a montré que la vitesse de décomposition était proportionnelle à la température estivale moyenne dans les deux cas. Dans une importante synthèse documentaire, Schlesinger (1977) a formulé une équation de régression représentant la décomposition de la litière en fonction de la latitude.

On a signalé que la production de CO_2 dans le sol forestier présentait une importante variation nycthémérale, les taux les plus élevés étant enregistrés aussi bien la nuit (Edwards et Sollins, 1973; Medina et al., 1980) que le jour (Witkamp, 1969; Garrett et Cox 1973). Il se peut toutefois que ces variations soient dues à l'action des racines des arbres et non à celle des micro-organismes. Les cycles d'humidité et de sécheresse peuvent avoir des effets marqués sur l'activité microbienne.

La poussée de production de CO_2 qu'on note à l'arrosage d'un sol asséché a fait l'objet de nombreuses études en agronomie et l'on a longuement discuté des causes de ce phénomène. Parmi ces dernières figurent la libération physique ou chimique du carbone et de l'ammonium disponibles pendant l'assèchement, la mort des micro-organismes incapables de résister à la sécheresse (ceux-ci pouvant alors être minéralisés), l'évolution des populations microbiennes sénescentes vers un stade plus actif et relativement jeune, et même le déplacement des molécules de CO_2 gardées captives dans l'eau de percolation. Comme on l'a mentionné auparavant, l'assèchement

modifie la composition de la flore bactérienne du sol, faisant augmenter la proportion des formes sporulées et des variétés de type Arthrobacter. Bon nombre de bactéries sont mobiles et peuvent théoriquement s'échapper des micromilieux asséchés, mais leur mouvement est relativement limité dans une terre sèche (Wong et Griffin, 1976). Dans une terre très humide, Pseudomonas fluorescens est plus mobile que Bacillus subtilis, lui-même plus mobile qu'Azotobacter sp. Wong et Griffin ont noté que Bacillus avait tendance à se propager dans une pellicule d'eau à proximité des hyphes morts de Pythium ultimum, mais ce phénomène ne se produisait que lorsque la terre était presque saturée d'eau. On a soutenu que les champignons "peuvent se développer dans les pores du sol remplis d'air" et qu'ils seraient capables de déplacer de l'eau depuis un point quelconque de l'hyphe qui est en contact avec de l'eau jusqu'à la pointe en croissance (Griffin, 1969). Les actinomycètes semblent être dotés, comme les champignons, de propriétés qui leur permettent de poursuivre leur activité lorsque l'humidité est faible (Williams et al., 1972). L'excès d'eau, au contraire, favorise plutôt les anaérobies facultatifs, catégorie à laquelle appartiennent nombre de bactéries et d'actinomycètes. Bien que certains champignons puissent survivre un certain temps en l'absence d'oxygène, le fait qu'on les trouve dans la portion supérieure de la couche d'enracinement indique que leur activité anaérobie est limitée (Waksman et Stevens, 1928).

Clarholm et Rosswall (1980), en échantillonnant quotidiennement la couche d'humus d'une forêt de pins sylvestres, ont noté que la biomasse bactérienne fluctuait rapidement suivant les pluies. Employant une version modifiée de la méthode d'analyse sur pellicule de gélose, ils ont compté le nombre réel de bactéries et les ont réparties selon leur taille en trois catégories. Les formes coccoïdes prédominaient dans l'humus durant les périodes sèches, mais certaines d'entre elles se transformaient en bâtonnets, dont la taille était environ cinq fois plus grande, après une pluie et des conditions de croissance améliorées. Lorsqu'à nouveau les éléments nutritifs manquaient ou que le sol s'asséchait, les cellules commençaient à se diviser et reprenaient leur forme coccoïde. La biomasse varie donc plus que le nombre des organismes qui la composent. On a estimé la production bactérienne annuelle en supposant que la biomasse doublait après une pluie moyenne (on en dénombre 12 par année). On a obtenu une valeur d'environ 500 kg ha^{-1} an^{-1}, ce qui est comparable à la valeur estimée antérieurement concernant la production des champignons. On en a conclu que les bactéries "jouent dans les podzols forestiers un rôle plus important qu'on ne l'avait d'abord cru, mais que leur activité se limite à de courtes périodes de temps lorsque les conditions favorisent la croissance."

On a souvent observé que le nombre de micro-organismes culminait au printemps et en automne. Il pourrait y avoir une relation avec les fluctuations dans la production de la litière, dans la croissance des racines, dans l'humidité ou dans la température. Biederbeck et Campbell (1973) ont constaté qu'un bon nombre de cellules viables pouvaient être détruites lorsque la température baisse rapidement, comme il arrive souvent au printemps et en automne. Lorsque les conditions redeviennent favorables, il se produit une poussée temporaire de la production d'azote minéral, cette montée s'accompagnant d'une intensification de la respiration et d'une augmentation du nombre de micro-organismes. Comme l'ont indiqué Kilbertus et al. (1979), le fait que les populations microbiennes changent si rapidement rend difficile la détection des variations saisonnières. Les résultats de leurs études indiquent que le nombre de micro-organismes culminait au printemps, les

changements les plus évidents se produisant dans une couche de un centimètre à la surface du sol. Nicholas et al. (1965) ont obtenu des données indiquant qu'il se produisait une "augmentation marquée, répétée et saisonnière de la production de mycélium en automne et en hiver," ce que l'on pouvait observer facilement dans les horizons organiques A_1, mais non dans l'horizon A_2. Ils ont constaté que la variation était due en grande partie à une espèce de micro-organisme produisant de gros hyphes hyalins non cloisonnés qu'ils ont identifiés provisoirement comme étant Mortierella parvispora. Soderstrom (1979), qui a employé une coloration au diacétate de fluorescéine, a également constaté que le nombre d'hyphes à métabolisme actif culminait en automne. Par cette technique, supposée sélective pour les champignons à métabolisme actif, on colore un faible pourcentage (2 à 5 %) de l'ensemble des hyphes observables. Il semble que le sommet observé en automne ait été associé à une augmentation de l'humidité du sol; il s'est vite estompé lorsque le sol a gelé. On a aussi observé un sommet au printemps qui a disparu lorsque le sol s'est asséché.

Visser et Parkinson (1975) ont mesuré la biomasse des hyphes mycéliens dans des feuilles de peupliers faux-trembles en décomposition au moyen de l'analyse sur pellicule de gélose; ils ont constaté qu'il y avait production d'au moins 570 kg/ha entre les mois de juin et d'octobre. La biomasse mesurée dans les feuilles juste avant la période de sénescence était assez réduite; pourtant, lorsqu'on a échantillonné la litière de la même année, on a constaté une augmentation spectaculaire de la biomasse dont la valeur était maintenant quatorze fois plus grande. Il faut donc, si on exclut une erreur d'échantillonnage, que les hyphes se développant dans la litière la plus ancienne aient rapidement colonisé la nouvelle. Au printemps aussi dans cette forêt de peupliers faux-trembles, la biomasse mycélienne variait rapidement (Parkinson et al., 1979). À la fonte des neiges, la biomasse de la litière comportait surtout des hyphes stériles de couleur foncée. Toutefois, ces champignons, qui constituent un aliment de choix pour les collemboles, disparaissaient rapidement pour faire place à des hyphes de basidiomycètes qui sont rejetés par les collemboles et qui peuvent même leur être toxiques. Des expériences de laboratoire portant sur l'alimentation de ces arthropodes ont permis de confirmer qu'ils se nourrissent effectivement d'hyphes et qu'ils peuvent modifier radicalement la distribution des populations de champignons.

Dans une étude au moins, on a tenté de suivre l'évolution saisonnière de la population d'une espèce de champignon. D'après des comptages sur boîte de Petri, la population de champignons microscopiques d'une forêt de chênes et de bouleaux de Long Island passerait d'une moyenne annuelle de 340 000 g^{-1} en sol sec à une valeur dépassant les 10^6 g^{-1} au printemps (Gochenaur, 1978). La chute de population qui se produit en été a également été expliquée par la présence d'animaux se nourrissant de champignons microscopiques. Mortierella était le seul phycomycète commun et sa population suivait étroitement cette tendance, au point de disparaître presque totalement en été. En tout, 30 % des espèces isolées atteignaient leur production culminante au printemps, 20 % avaient une production constante durant toute l'année et 35 % disparaissaient durant la plus grande partie de l'année (réapparaissant fort probablement au printemps). La population d'un groupe d'Oidiodendron spp. résistant au froid était maximum en hiver. Souvent, les sporophores de basidiomycètes sont plus abondants en automne (Wilkins et Harris, 1946). On attribue habituellement ce phénomène au fait que l'humidité et la température leur sont alors favorables. Il semble presque certain que l'abondance saisonnière de substrats joue

également un rôle, car il est évident qu'il leur est avantageux de produire leurs fructifications lorsque les substrats de la litière sont le plus abondants.

Il est difficile de déterminer l'effet que peut avoir sur l'activité microbienne un élément donné du milieu. Witkamp (1966) s'est servi d'équations de régression multiple pour étudier la production de CO_2 dans la litière d'un peuplement de feuillus dont il laissait incuber des échantillons en conditions naturelles, les plaçant périodiquement dans des enceintes de respiration. Il a conclu que la respiration dépendait, par ordre d'importance, de la température, de la densité des populations bactériennes, de l'humidité et du temps écoulé depuis la chute des feuilles.

4.2 Décomposition de la litière de feuilles

Le modèle de décompositon le plus simple suppose que le taux de décomposition d'un substrat donné (mesuré en termes de perte de poids, de respiration, etc.) est proportionnel à la quantité de substrat résiduel. Si l'on applique cette hypothèse, on obtient une courbe de la décomposition de forme exponentielle caractéristique qui permet de calculer le taux de transformation de la litière en décomposition. Théoriquement, on peut modéliser l'accumulation et la disparition de la litière au moyen de formules mathématiques simples.

Minderman (1968) a signalé qu'il est impossible de prévoir la quantité de litière qui s'accumulera d'après la quantité de matière tombée chaque année et un taux de transformation fixe, car chaque composante chimique de l'ensemble de la litière (sucres, cellulose, lignine, etc.) se caractérise par une fonction de décomposition qui lui est propre. Ce sont les composés résistants qui persistent le plus longtemps; divers polyphénols polymérisés ainsi que d'autres substances produites par les micro-organismes font partie de cette catégorie. La masse totale de la litière ne se décompose pas suivant une courbe exponentielle, bien que ce puisse être le cas de certaines de ses composantes. Pour appuyer cette affirmation, Fogel et Cromack (1976) ont montré que si l'on employait des données portant sur une période de deux ans pour calculer le taux de transformation de la litière d'aiguilles de conifères, on obtenait après deux ans une valeur supérieure au résultat de la première année.

La décomposition de la litière peut s'avérer étonnamment lente en forêt. Kendrick (1959) a illustré ce phénomène par un moyen bien simple. Il a mesuré l'apport annuel de litière (seulement les aiguilles) dans une forêt de conifères et le poids de cette litière d'aiguilles dans les horizons L, F_1 et F_2 . Il a également déterminé le poids de l'aiguille moyenne pour chaque horizon, constatant que les aiguilles de l'horizon F_1 avaient perdu environ 24 % de leur poids sec initial, tandis que dans l'horizon F_2, la diminution était de 47 %. La couche L contenait l'équivalent de 0,5 an d'apport de litière, la couche F_1, 2,5 ans, et la couche F_2, sept ans. L'aiguille de conifère moyenne passait donc 10 ans sous une forme reconnaissable, ce qui est typique de la configuration des mors.

Ces moyennes ne nous renseignent pas sur la nature des micro-organismes présents dans la litière ni sur leur action de décomposition particulière. Les feuilles soumises à l'action de certaines successions microbiennes se décomposent beaucoup plus rapidement que les autres.

4.2.1 Successions microbiennes

La succession des micro-organismes dans la litière de feuilles commence bien longtemps avant que celles-ci ne tombent au sol. En fait, dans certains cas, elle commence même dans la graine de la plante. Les graines renferment bon nombre de bactéries communes à la surface des feuilles, par exemple, Pseudomonas trifolii. Leur nombre s'accroît à la germination, et elles migrent avec les tissus sur la plante en croissance (Last et Deighton, 1965). Les bactéries qui colonisent la surface des feuilles sont communes et se retrouvent partout dans les régions tempérées et tropicales; elles apparaissent parfois en nombre considérable dans des échantillons d'air, comme on l'a montré dans le cas de Flavobacterium. Bon nombre d'entre elles sont dispersées par la pluie, mais elles ne persistent habituellement pas dans le sol. Ce sont pour la plupart des bâtonnets pigmentés aérobies gram-positifs ou gram-négatifs; on trouve aussi quelques formes sporulées. On pense que leurs pigments les rendent plus résistantes aux UV et accroissent peut-être l'efficacité de leur action sur le substrat. Holm et Jensen (1972) ont noté en automne une augmentation marquée des bactéries à pigments jaunes dans le couvert d'une forêt de hêtres; il est probable que les ressources en substrat s'accroissent à mesure que vieillissent les feuilles. Certains micro-organismes semblables à des levures à pigments rouges et roses comme Rhodotorula et Sporobolomyces sont parfois abondants à la surface des feuilles, leur nombre pouvant atteindre $3{,}2 \times 10^7$ g^{-1} (di Menna, 1959). A la différence des levures véritables, les sporobolomycètes libèrent des spores en quantité et l'on a déjà mesuré jusqu'à 10^6 spores m^{-3} dans l'air (Last et Deighton, 1965). D'autres champignons microscopiques comme Aureobasidium pullulans et Candida albicans, qui sont communs dans le sol, passent un stade sous une forme semblable à une levure à la surface des feuilles. Ils produisent parfois des cultures virtuellement pures sur des boîtes de Petri ensemencées avec de la litière fraîchement tombée. Smit et Wieringa (1953) ont obtenu ce résultat avec A. pullulans, et Brandsberg (1969), avec une espèce de Candida. Preece et Dickinson (1971) traitent de cette question de façon plus détaillée.

On peut considérer les organismes qui vivent à la surface des feuilles comme des colonisateurs primaires qui métabolisent les sucres des exsudations des feuilles. Suivant la théorie de Garrett (1963), ceux-ci seraient remplacés par une deuxième vague d'organismes métabolisant les composantes des feuilles moins facilement assimilables comme l'hémicellulose; un troisième groupe de micro-organismes viendrait ensuite décomposer les composés fortement résistants comme la lignine. Le fumier offre un exemple classique de cette succession. Divers champignons coprophiles qu'on peut facilement identifier à leur fructification colonisent successivement ce milieu. Remacle (1971) a interprété de la même façon l'apparition successive de bactéries dans la litière de chêne. Les "colonisateurs" primaires comme Pseudomonas et Flavobacterium, sans doute présents avant que les feuilles ne tombent, y étaient abondants tout l'automne. Ils étaient remplacés vers le milieu de l'hiver par des Bacillus spp. Au printemps apparaissaient des formes comme Streptomyces et Cytophaga, micro-organismes capables de métaboliser la cellulose ainsi que d'autres éléments nutritifs moins facilement assimilables.

La théorie se complique lorsque des parasites internes et des saprophytes entrent en jeu, car ces micro-organismes peuvent considérablement limiter les ressources en éléments nutritifs à la surface des feuilles. En lavant des

feuilles et en stérilisant leur surface, Kendrick et Burges (1962) ont mis en évidence l'importance de la colonisation interne dans la décomposition de la litière d'un peuplement de pins. Un ascomycète parasite, Lophodermium pinastri, envahissait les aiguilles encore vivantes et en colonisait l'intérieur, tandis que Coniosporium en décomposait des portions limitées en surface. A mesure que les aiguilles vieillissaient, mais avant qu'elles ne tombent Fusicoccum bacillare et Aureobasidium pullulans, colonisateurs internes et externes respectivement, venaient s'installer. La population des Coniosporium déclinait rapidement. Après la chute des aiguilles, on pouvait voir en coupe transversale que L. pinastri avait détruit une portion considérable des tissus internes. Un anneau noir caractéristique, bien visible sur la surface de l'aiguille, démarquait la zone d'activité de ce micro-organisme et en limitait apparemment l'accès aux autres champignons. Néanmoins, un troisième colonisateur interne, Desmazierella acicola, s'implantait graduellement pour finalement dominer le troisième stade de la succession, remplaçant tant L. pinastri que F. bacillare. Les aiguilles tombées au sol contenaient de grandes cavités remplies des spores de ces deux micro-organismes; au bout d'environ six mois, les spores étaient éjectées pour infecter les arbres vivants des alentours. Les spores de D. acicola sont produites sur des tiges qui traversent les stomates et il est probable qu'elles soient adaptées pour infecter les aiguilles tombées. Lorsqu'une seconde couche d'aiguilles couvrait la première, l'augmentation de l'humidité qui s'ensuivait permettait à deux nouveaux colonisateurs de surface, Helicoma monospora et Sympodiella acicola, de s'implanter. Ils remplaçaient A. pullulans qui forme des pycnides, produit des spores, puis infecte les arbres vivants des environs. Pour leur part, Helicoma monospora et Sympodiella acicola, produisaient quantité de conidies et de conidiophores dont beaucoup étaient mangées par des acariens, des collemboles ainsi que par d'autres animaux terricoles. C'est là aussi, dans la couche F_1, qu'apparaissaient pour la première fois les hyphes d'un champignon stérile de couleur foncée, un certain basidiomycète. D. acicola restait encore actif à l'intérieur, si bien que l'attaque simultanée de l'intérieur et de l'extérieur semblait désintégrer complètement certaines aiguilles. Les aiguilles épargnées par les colonisateurs internes semblaient former l'essentiel de la couche F_2. Leur décomposition sous l'attaque du basidiomycète et du champignon stérile était plutôt lente. Des hyphes cloisonnés de Trichoderma et Penicillium spp. abondaient également dans la couche F_2. De sept à huit ans après la chute des aiguilles, la plus grande partie de la litière était convertie en résidus d'hyphes, boulettes d'excréments, etc., constituants de la couche H.

Dans une étude du même genre, Hogg et Hudson (1966) décrivent la succession des populations de champignons microscopiques sur les feuilles du hêtre. Pour faire leurs observations, ils se sont beaucoup servi d'une "chambre d'humidité" (Webster, 1956) dans laquelle ils ont placé les feuilles à étudier dans des contenants fermés pour les laisser incuber à l'humidité et à la température favorables pendant deux jours, après quoi ils les ont examinées au binoculaire. Ils ont également suspendu des feuilles au-dessus de boîtes de gélose pour recueillir les spores éjectées. Ces méthodes leur ont permis d'observer des micro- organismes qu'il est difficile de cultiver sur gélose, plus particulièrement les ascomycètes et certains Fungi Imperfecti. Hogg et Hudson ont constaté qu'une grande variété de champignons colonisent les feuilles de hêtre vivantes : Gnomonia errabunda et Cladosporium herbarum s'y attaquent d'abord, puis Botrytis cinerea, Alternaria tenius et Aureobasidium pullulans s'implantent à mesure que vieillissent les feuilles. La sporulation

de certains de ces champignons a lieu immédiatement après la chute des feuilles, tandis que pour d'autres, elle ne se produit qu'au printemps suivant. Une bonne partie persistait dans la litière sous forme de chlamydospores (A. pullulans) ou de sclérotes (C. herbarum, B. cinerea) et formait des colonies sur gélose. Ceci les rend difficile à distinguer des véritables colonisateurs secondaires qui apparaissent immédiatement après la chute des feuilles, comme c'est le cas de l'ascomycète Mollisina acerina et du champignon imparfait Discosia atrocreas. Bon nombre des ascomycètes de la litière étaient en fait des colonisateurs primaires au terme de leur cycle de reproduction. Les feuilles étaient ensuite colonisées par un troisième groupe de micro-organismes comprenant, entre autres, divers basidiomycètes et champignons imparfaits, en plus de trois autres ascomycètes; la plupart d'entre eux apparaissaient lorsque les feuilles étaient recouvertes l'automne suivant. En même temps, on trouvait des Trichoderma, des Penicillium et diverses mucorales qu'on présumait "associés au mycélium de basidiomycètes comme Clitocybe nebularis et Mycena spp., qui avaient alors envahi la litière." Hering (1965) a étudié la colonisation en forêt des feuilles de chêne, de bouleau, de noisetier et de frêne qu'il a placées dans des filets à cheveux en nylon fixés au sol par des piquets. Au cours des six mois suivant la chute des feuilles, divers champignons à pycnides et à périthèces ont produit des fructifications caractéristiques sur les feuilles, mais il était impossible de les cultiver sur gélose. Jusqu'à un an après la chute des feuilles, chaque essence était colonisée par une flore d'ascomycètes et de champignons imparfaits qui lui était propre, puis s'implantait une flore commune à toutes les espèces où dominaient Penicillium, Trichoderma et diverses mucorales.

Hudson (1968) a interprété la succession d'une manière toute différente de Garrett (1963). Il a rappelé que selon Chester (1949), les parties aériennes des plantes "sont très pauvres en éléments nutritifs lorsqu'elles tombent à la surface du sol," ce qui a été par la suite confirmé par un certain nombre de chercheurs qui ont étudié la décomposition de branches, troncs d'arbres, herbes graminéennes ou non, fougères et feuilles. Il a affirmé que les "champignons glucidolytiques" typiques, des phycomycètes comme Mucor et Mortierella, n'apparaissent qu'aux stades avancés de la succession, souvent avec des basidiomycètes comme colonisateurs secondaires ou tertiaires. Certains micro-organismes ne colonisent qu'un type d'hôte en particulier, car ils sont adaptés pour la décomposition de substrats à propriétés chimiques et physiques spéciales; c'est le cas de Conosporium et Lophodermum pinastri qu'on ne trouve que sur les aiguilles de conifères. D'autres, comme Aureobasidium, sont plus répandus, mais ils ont un cycle de reproduction complexe qui leur permet de se reproduire dans la litière, un milieu relativement protégé, et de croître activement à la surface du sol où les conditions sont moins favorables. Les feuilles de certaines espèces d'arbres conservent, après être tombées, des propriétés qui avantagent les colonisateurs exclusifs (par exemple, Desmazierella qui se développe sur la litière de conifères) dans certaines circonstances. Ce n'est qu'après un certain stade de la décomposition que peuvent s'implanter les "champignons pédologiques" caractéristiques.

L'écart entre l'interprétation de la succession de Garrett (1963) et celle d'Hudson (1968) est moins grand qu'il n'y paraît. Il serait difficile d'évaluer l'activité des champignons glucidolytiques par des échantillonnages espacés à cause de la rapidité de leur cycle de reproduction (production

mycélienne brève et sporulation rapide), surtout si les techniques de lavage et de stérilisation superficielle éliminaient les spores. De plus, selon des études mentionnées auparavant, il se pourrait que des "organismes glucidolytiques," plus particulièrement des bactéries et des levures, dominent sur les feuilles. Dans une étude plus récente réalisée sur de la litière de peupliers faux-trembles (Visser et Parkinson, 1975), on a constaté que des feuilles recueillies au filet en automne étaient colonisées par un grand nombre de Penicillium janthinellum qui devaient en être au stade mycélien, puisqu'on a soumis les échantillons à des lavages. On a également trouvé divers ascomycètes exclusifs (par exemple, Pleurophomella spermatiospora) et "généralistes" (Aureobasidium, Cladosporum). Le rôle de composés solubles comme les sucres est sûrement important au début de la décomposition des feuilles et, dans certaines circonstances, les colonisateurs peuvent compter des champignons glucidolytiques "caractéristiques." L'interprétation inspirée à la fois des théories de Garrett et de Hudson permet de mieux comprendre d'autres études de la succession des champignons sur la litière de feuilles (Hayes, 1965a et c; MacCauley et Thrower, 1966; Watson et al., 1974). Millar (1974) et Jensen (1974) se sont intéressés à la décomposition de la litière de peuplements de conifères et d'angiospermes respectivement.

4.2.2 Rôle des animaux terricoles

Les animaux terricoles jouent un rôle primordial dans la décomposition de la litière. Ils peuvent accélérer (ou retarder) la libération d'éléments nutritifs en se nourrissant de la matière organique et de la microflore qui s'y associe, en mélangeant la terre avec la litière, en rendant les conditions du milieu propices à la croissance de la microflore, en inoculant des micro-organismes dans la litière, en se nourrissant de certains micro-organismes ou en maintenant la microflore dans un état d'activité physiologique (Crossley, 1977). Ils consomment une bonne partie de la production de la litière, même si une grande partie du CO_2 produit dans la litière est d'origine microbienne. Selon Macfadyen (1963), la respiration des petits arthropodes ne représente qu'entre 10 et 20 % de la transformation de la litière, même s'ils stimulent indirectement la respiration microbienne dans une mesure qui pourrait être beaucoup plus importante.

Les collemboles et les acariens prospèrent généralement dans l'humus de mors dominé par les champignons. Les collemboles sont au nombre des insectes les plus primitifs. Ils résistent remarquablement bien au froid et sont actifs par des températures tout juste au-dessus du point de congélation (Hale, 1967). Les plus gros sont généralement fongivores et les plus petits se nourrissent directement d'humus. Le fait qu'au début du printemps les collemboles se nourrissent de certains champignons peut avoir une influence considérable sur la composition des populations de champignons (Parkinson et al., 1979). Les acariens de l'ordre des cryptostigmates sont les plus abondants dans la litière de mor; ils représentent quelque 75 % du nombre total d'acariens (Wallwork, 1967). Ils se nourrissent de bactéries et de champignons; aux stades immatures, ils sont plus actifs qu'à l'âge adulte. Les mésostigmidés sont généralement des prédateurs, tandis que les prostigmidés possèdent des appendices buccaux de type perceur en forme de stylet qui leur permettent de tirer leur nourriture des champignons et des racines.

Les animaux d'autres groupes abondent dans certains types de sol. Les lombrics dominent généralement dans les mulls; ils activent considérablement

la disparition de la litière, car ils emportent les feuilles dans leur sillage. Dans les sols acides, ces gros oligochètes se font rares, mais de petits vers, les enchytracidés, les remplacent jusqu'à un certain point. Les millipèdes peuvent être assez actifs au début de la décomposition de la litière. Le sol possède aussi une "faune aquatique" composée entre autres de nématodes, rotifères, tardigrades et de certains petits oligochètes. Ces animaux, qui dévorent quantité de microbes lorsque la terre est humide, se transforment en kystes ou en une autre forme dormante durant les périodes de sécheresse. Les nématodes sont les plus nombreux des animaux terricoles, mais comme la plupart parasitent les racines des plantes ou se nourrissent d'autres animaux, ils n'ont pas de rôle direct dans la décomposition de la litière.

Comme les animaux terricoles n'assimilent qu'une petite partie de l'énergie et des éléments nutritifs de la litière qu'ils consomment, on s'est plutôt intéressé à la décomposition de leurs excréments. Les excréments des animaux qui se nourrissent de la litière ont un pH et une humidité élevés et sont riches en minéraux. Selon les mesures de Webb (1977), dans des excréments de millipèdes déposés dans des sacs de litière, le taux de fixation de l'azote est accru, mais les mélanges de litière et d'excréments ne se décomposent pas plus rapidement que la litière seule. Webb estime que la taille des particules a une influence majeure sur leur décomposition: en effet, le rapport surface/volume des grosses particules d'excréments étant inférieur à celui des composantes de la litière, il se peut que leur taux de décomposition soit inférieur. La litière de peuplements de chênes ou de cornouillers est généralement plus riche en matières nutritives lorsque des animaux s'en sont nourris que lorsqu'elle est demeurée intacte, ce qui reflète peut-être l'immobilisation des populations microbiennes et des échanges cationiques accrus (Seastedt et Crossley, 1980). A la lumière de ces résultats, il semblerait que les animaux terricoles favorisent l'humification plutôt que la décomposition complète de la litière. Nagy et Harrower (1980) n'ont pu trouver de différences significatives entre les taux et modes de décomposition de matières excrémentielles et non excrémentielles.

Le premier effet du passage du substrat dans le système digestif des arthropodes est de favoriser le développement des bactéries plutôt que des champignons. Hanlon et Anderson (1980) ont montré que par suite d'une augmentation des populations de millipèdes (deux, quatre et six animaux) se nourrissant de litière, le nombre de bactéries dans la litière fraîche s'élevait de 1,4 à 5, 8 et 11 mg g^{-1}, respectivement. Dans l'expérience où l'on ajoutait deux animaux, le nombre de champignons dans la litière fraîche diminuait de 4,6 à 1,6 mg g^{-1}, mais pas davantage, même si l'on ajoutait encore d'autres animaux. Anderson et Bignell (1980) ont ouvert des millipèdes pour montrer directement que des bactéries se développent intensivement dans leur système digestif. Selon eux, ce phénomène est dû à des conditions de croissance propices, à l'effet de facteurs de sélection favorisant certaines bactéries et à l'élimination d'autres par lyse. Par la suite, durant la décomposition des excréments des millipèdes, les bactéries sont remplacées par des champignons: des phycomycètes les colonisent d'abord, durant les 14 premiers jours, puis viennent des ascomycètes et des Fungi Imperfecti (Nicholson et al., 1966). Van der Drift et Witkamp (1960) donnent une description similaire de la succession microbienne sur les excréments de la phrygane Enoicyla pusilla Burm. Par comparaison aux feuilles de la litière, les particules d'excréments présentaient une plus grande surface, étaient plus humides et plus riches en cellulose, mais contenaient peu de glucides

facilement décomposables. De petits animaux comme les collemboles se nourrissent des excréments d'animaux plus gros qu'eux comme les arthropodes et prolongent ainsi le processus de désagrégation de la litière (Poole, 1959).

Certaines études dans lesquelles on avait protégé des échantillons de litière des attaques des animaux terricoles en les plaçant dans des filets à petites mailles ont donné des résultats qui laissent peu de doute sur le fait que la présence d'animaux se nourrissant de la litière en accélère la disparition (Crossley et Hoglund, 1962; Heath et al., 1964). Cependant, des recherches menées plus tard ont montré que les animaux terricoles influent également sur le processus d'humification, leur action ayant pour effet de retenir et de concentrer les éléments nutritifs dans la portion de la litière dont la décomposition est plus avancée.

4.2.3 Composés carbonés

Du point de vue chimique, la litière est un mélange hétérogène dont les principales composantes sont la lignine, la cellulose, l'hémicellulose, la pectine, l'amidon, les sucres, les acides aminés et différents composés aromatiques et phénoliques. Idéalement, il faudrait savoir quels micro-organismes agissent le plus sur chacun de ces composés et dans quelle mesure leur action de décomposition dépend de la température, de l'humidité, de l'acidité, etc. Selon Hayes (1979) "l'étude de la décomposition de la litière semble en grande partie immobilisée dans la phase descriptive où l'analyse des processus prend comparativement peu de place, la phase de synthèse étant à l'heure actuelle un objectif inaccessible. C'est là un point de vue pessimiste; il existe de nombreuses données de nature taxonomique, chimique et écologique sur la décomposition de la litière qui, une fois intégrées, donnent une bonne idée de ce processus, du moins, dans ses grandes lignes.

Dans certaines études, on a montré que des substances solubles extraites des feuilles de certaines essences inhibent à divers degrés l'action de la flore de décomposition (Melin et Wiken, 1946; Topps et Wain, 1957; Knowles et Laishley, 1959). Les deux derniers auteurs cités ont constaté qu'une substance hydrosoluble extraite de feuilles de hêtre a un effet inhibiteur sur les champignons, ce qui expliquerait en partie la lenteur de leur décomposition par comparaison aux feuilles d'érable qui n'en contiennent pas. Il faudrait par conséquent que les feuilles de hêtre soient lessivées jusqu'à un certain point pour qu'elles se décomposent. Un certain nombre d'études ont montré l'importance de l'étape du "lessivage" initial dans la diminution du poids de la litière (Nykvist, 1959; Anderson, 1973; Howard et Howard, 1974; Lousier et Parkinson, 1976). Cette opération comporte la perte de substances organiques ainsi que de certains éléments minéraux, plus particulièrement le K et le Na, qu'on trouve en solution dans les cellules de la feuille. Nykvist (1959) a constaté qu'il était possible d'extraire par lessivage 22 % du poids frais d'échantillons de litière de frêne, la perte étant beaucoup plus faible (3 %) dans le cas des aiguilles de conifères. La quantité de substance hydrosoluble augmentait à mesure qu'avançait la décomposition. Les feuilles lessivées artificiellement se décomposaient plus lentement que les feuilles laissées intactes, ce qui indique que chez ces espèces, les composés au carbone extractibles par lessivage sont facilement accessibles pour les saprophytes microbiens, contrairement à ce qu'on observe avec les feuilles de hêtre.

La plus grande partie de la matière structurale des feuilles est constituée de grosses molécules complexes qui ne sont décomposées que par des enzymes extracellulaires. Spalding (1977) a extrait diverses enzymes extracellulaires d'échantillons de litière d'aiguilles de Douglas taxifolié après une courte incubation durant laquelle il a mesuré la production de CO_2. Il y avait une corrélation significative entre les teneurs en cellulase et en xylanase et la respiration ($r = 0,58$ et $0,44$, respectivement). La corrélation pour l'amylase, qui n'est pas un enzyme extracellulaire, était plus élevée ($r = 0,71$), mais cette substance a probablement été libérée à cause des conditions dans lesquelles on a pratiqué l'extraction. Selon Spalding, cette forte production d'amylase pourrait être due à l'utilisation de composés de stockage des champignons. Il y avait corrélation entre la teneur en peroxydase et les composés phénoliques extractibles ($r = 0,64$), mais non avec la respiration, ce qui indique que cet enzyme pourrait jouer un rôle dans la décomposition de la lignine. Hankin et al. (1976) ont fait des travaux de même nature sur la production d'enzymes extracellulaires chez des cultures pures de micro-organismes de la litière.

La lignine étant la composante de la litière qui résiste le plus à la décomposition, elle est un facteur déterminant du taux de décomposition de différents substrats. Les aiguilles des conifères sont généralement plus riches en lignine que les feuilles des essences feuillues. Fogel et Cromack (1976) ont montré que la lignine présentait une meilleure corrélation avec la période de transformation que les rapports C/N pour divers types de composantes de la litière (aiguilles, cônes, écorce, branches) d'un peuplement de Douglas taxifoliés. Selon certains (Hurst et al., 1962; Hurst, 1963), de nombreux composés aromatiques, notamment certains dérivés de la lignine, ne sont métabolisés qu'après une étape préliminaire nécessitant un apport d'énergie au cours de laquelle sont réduits les groupements acide carboxylique de surfaces. Il ne pourrait y avoir décomposition sans un apport de carbone exogène assimilable.

Kjoller et Struwe (1980) ont mis en évidence l'apparition successive d'enzymes produites par la microflore de la litière d'un peuplement d'aulnes. Ils ont cultivé sur de la gélatine, de l'amidon, de la pectine, de la cellulose, de la chitine et de l'acide gallique des champignons isolés par lessivage d'échantillons de litière prélevés mensuellement. Les espèces isolées immédiatement après la chute des feuilles se développaient sur la gélatine, l'amidon et la pectine. Ce groupe comprenait entre autres les Cladosporium, Phoma et Aureobasidium. Pratiquement aucune des espèces isolées au début de l'expérience n'assimilait la cellulose, mais en février, cette catégorie représentait 60 % des isolats. Le nombre de micro-organismes assimilant l'acide gallique augmentait en même temps. Vers le mois de mars, Cylindrocarpon, Alternaria, Verticillium et Mortierella étaient les champignons les plus communs et à cause d'une élévation marquée de la teneur en chitinase, on a pensé que les hyphes mycéliens étaient rapidement renouvelés. Toutes les lignées assimilant la cellulose absorbaient également la pectine ou l'amidon. Le sol se trouvant juste au-dessous de la litière a également été analysé; il semble qu'il contenait principalement des champignons microscopiques assimilant la cellulose et la chitine.

Marten et Pohlman (1942) ont étudié l'évolution des populations microbiennes, le pH, et la teneur en lignine d'une suspension de terre inoculée avec différents types de feuilles moulues et séchées à l'air. Ils

n'ont détecté ni nitrobactéries ni bactéries cellulolytiques. La microflore qu'ils ont isolée était composée de bâtonnets gram-négatifs, des Bacillus spp., et de champignons communs comme Penicillium, Mucor, Cephalosporium, Alternaria, etc. On a noté une baisse initiale du pH chez les essences à décomposition rapide comme l'érable, mais cet effet était toujours inversé. La présence de lignine en forte concentration retardait la décomposition. On a observé l'augmentation marquée du pH qui accompagne la décomposition des feuilles dans d'autres expériences d'incubation en laboratoire (Broadfoot et Pierre, 1939; Nykvist, 1959; Sjors, 1959). On explique ce phénomène entre autres par la libération de "bases en excès" de la litière et l'assimilation des acides organiques.

L'activité des micro-organismes en culture pure sur des débris de feuilles peut se révéler assez différente de celle qu'on observe dans des cultures mixtes. Hering (1967) a constaté que deux basidiomycètes (Mycena galopus et Collybia peronata) inoculés sur des rondelles de feuilles stériles donnaient la perte de poids sec et de lignine la plus rapide. Par leur action, ils ont abaissé le pH de 4,5, approximativement, à 3,5. Cladosporium herbarum et Aureobasidium pullulans n'occasionnaient pratiquement aucune perte de poids; quant à Penicillium thomii et Trichoderma viride, ils étaient aussi relativement sans effets en culture pure. Le pH n'a varié que dans les cultures de basidiomycètes et la concentration d'azote des feuilles n'a changé dans aucune culture. Il est probable que les basidiomycètes sont les principaux organismes saprophytes de la litière des sols forestiers, en termes de diminution du poids sec total. Il se peut que les micro-organismes de moindre importance soient limités à des rôles complémentaires, à cause de leur incapacité à mobiliser des réserves énergétiques suffisantes pour assimiler les substrats de grande taille ou relativement résistants.

4.2.4 Assimilation et libération de l'azote

On a beaucoup étudié l'appauvrissement en éléments nutritifs des feuilles en décomposition, car il est généralement reconnu que la minéralisation de la litière constitue la principale source d'éléments nutritifs pour les arbres en croissance. L'azote en particulier joue un rôle crucial dans le métabolisme et la croissance cellulaires. Cependant, durant les premiers stades de la décomposition, les feuilles jouent le rôle de capteur d'azote.

Selon l'explication qu'on donne habituellement de la baisse du rapport C/N dans les résidus agricoles, l'azote serait retenu, tandis que le carbone serait libéré sous forme de CO_2, de sorte que la proportion d'azote augmenterait par rapport au poids de matière restante. Cependant, certaines des premières études qu'on a faites sur la décomposition des feuilles dans les sols forestiers au moyen de sacs de litière (Gilbert et Bocock, 1960; Bocock, 1963, 1964) ont montré que la teneur en azote augmente, en valeur tant absolue que relative, et plus particulièrement au printemps suivant la chute des feuilles. Les scientifiques qui ont réalisé ces travaux ont tenté d'expliquer ce phénomène par l'apport d'azote dans les précipitations, les chiures d'insectes, la chute des fleurs mâles, etc. tombant du feuillage des arbres. Ces explications sont loin d'être satisfaisantes, la question du processus par lequel l'azote est incorporé dans les feuilles étant simplement éludée. Bocock (1964) a également noté que l'augmentation de la teneur en azote, en valeur absolue, était plus importante dans les mors, où elle dépasse de 40 % la concentration initiale, que dans les mulls (augmentation de 10 %). Des études réalisées par la suite ont confirmé cette tendance générale (Hayes,

1965b; Gosz et al., 1973; Howard et Howard, 1974; Cromack et Monk, 1975; Berg et Soderstrom, 1979). Sowden et Ivarson (1974) ont montré que l'accroissement du pourcentage d'azote total dans la litière était, sur une base relative, en corrélation directe avec la diminution du poids de la litière et que la teneur en acides aminés et en hexosamines, en valeur absolue, augmentait pendant 2,5 ans environ.

Il vient toutefois un temps où, tous apports et pertes considérés, la litière ne constitue plus un capteur d'azote, mais bien une source. On peut imaginer deux compartiments dans la litière, l'un où il y a immobilisation nette d'azote, l'autre où il y a minéralisation nette. C'est de ce deuxième compartiment que provient l'azote nécessaire tant à la biomasse qui couvre le sol qu'aux saprophytes qui croissent dans la couche de la litière déficiente en azote. Lorsque le compartiment de minéralisation de la litière est plus important que celui où il y a immobilisation, il n'y a pas de déficience en azote.

Il est probable que l'azote est apporté par les hyphes mycéliens jusqu'à la couche de litière fraîche déficiente en cet élément. La fixation de l'azote de l'air par les bactéries serait un second mécanisme. L'importance relative de ces deux processus est inconnue. Berg et Soderstrom (1979) ont montré que la litière forestière contient une quantité d'azote, en valeur absolue, directement proportionnelle à la biomasse des champignons qui s'y trouvent.

On peut accélérer l'accumulation de l'azote dans la litière en épandant de l'azote organique ou inorganique sur le sol (Staaf 1980). Il était facile de prévoir qu'en augmentant l'apport d'azote dans la litière, on pourrait en accélérer la décomposition, mais qu'il pourrait être nécessaire d'épandre des quantités considérables là où la litière est épaisse et que la plus grande partie de l'azote ajouté serait retenu dans les horizons organiques. On a effectivement observé ce phénomène lors d'expériences réalisées sur le terrain (Roberge et al., 1970; Adams et Cornforth, 1973; Mahendrappa, 1978). Il n'est pas nécessairement souhaitable que la litière se décompose plus rapidement, car la partie du sol organique où se produit une minéralisation nette peut disparaître de même que la partie où il y a immobilisation. Aber et Melillo (1980) ont examiné les résultats d'études portant sur l'immobilisation de l'azote dans la litière fraîche.

4.3 Associations radiculaires

On considère que la microflore des feuilles vivantes est épiphyte ou parasite, mais les micro-organismes qui vivent dans les racines et autour peuvent avoir, du point de vue nutritif, des effets directs bénéfiques pour les plantes supérieures. Fred and Haas (1919) ont illustré ce point d'une manière assez simple en montrant que des racines infectées par des bactéries peuvent marquer le marbre dans une mesure beaucoup plus importante que des racines non infectées. La formation et la décomposition des petites racines constituent un processus très dynamique qu'il est difficile d'étudier et de mesurer quantitativement. On pense que les micro-organismes qui colonisent les racines vivantes ont en quelque sorte de "l'avance" pour décomposer ces dernières une fois qu'elles sont mortes. Cependant, on ne connaît pratiquement rien des processus microbiologiques de la décomposition des petites racines (Waid, 1974). Les renseignements sur les grosses racines sont

plus abondants, mais comme ils résultent de l'étude des résidus de coupe, nous n'aborderons cette question qu'un peu plus loin.

Comme nous l'avons mentionné dans l'introduction, les associations entre micro-organismes et racines suscitent actuellement un intérêt considérable. Les actinomycètes fixateurs d'azote du genre Frankia enrichissent considérablement le sol forestier lorsqu'ils colonisent les racines de plantes ligneuses comme les myrtes et les aulnes. On connaît bien le rôle capital que jouent les mycorhizes en approvisionnant en éléments nutritifs inorganiques les arbres qu'ils colonisent, mais on ne s'est pas arrêté à étudier leur fonction dans la transformation de la litière, en partie parce que certaines données ont été mal interprétées. Des travaux récemment effectués sur la transformation des petites racines, bien que n'apportant que peu d'éclaircissements sur les mécanismes qui en gouvernent la décomposition, ont néanmoins permis d'établir clairement l'importance de ce processus dans le cycle des éléments nutritifs en forêt.

4.3.1 Rhizosphère

La rhizosphère, ou zone d'enracinement des plantes, est le siège d'une vie microbienne très active. Starkey (1929) a commenté les résultats d'un certain nombre d'études sur les relations entre les racines et les micro-organismes et a présenté ses propres observations. D'après les résultats de ses comptages sur boîte de Petri, les populations de champignons, d'actinomycètes et de bactéries étaient plus nombreuses, respectivement de 57 %, 129 % et 195 % dans la rhizosphère de pommiers que dans le sol non rhizosphérique. La stimulation de la production totale de dioxyde de carbone était même plus élevée, soit de 214 %. A mesure que vieillissent les racines des plantes annuelles, les populations bactériennes diminuent. Celles qui colonisent les racines des plantes vivaces demeurent toutefois élevées et la population de CO_2 est stimulée pendant de plus longues périodes. Selon Starkey, les plantes supérieures détermineraient dans une mesure assez considérable les "fluctuations dites saisonnières des populations de micro-organismes pédologiques." En 1931, Starkey a montré que la zone d'influence des racines dans le sol s'étend au-delà de la rhizosphère, du moins en ce qui a trait à l'augmentation du nombre de bactéries. L'étude qu'il a publiée en 1938 est peut-être le plus intéressant de ses travaux: il y présente les résultats de l'observation directe, au microscope, de micro-organismes de la rhizosphère. Il a fait ses observations en milieu naturel en introduisant des lames de microscope à la verticale dans la terre et en semant des graines ou transplantant des semis à environ 2 ou 3 pouces au-dessus des lames. Les lames ont été prélevées, colorées, puis examinées à intervalles réguliers. Dans le sol comme tel, les organismes les plus nombreux étaient de petits groupes de cocci, ayant parfois l'aspect de masses semblables à des kystes, associés à des particules de matière minérale ou organique. Les bactéries en bâtonnets, plus allongées, les filaments et les conidies d'actinomycètes, enfin les hyphes mycéliens étaient abondants. Starkey a noté que le fait qu'il y ait souvent une prolifération de bactéries autour des hyphes mycéliens pourrait être un signe que des éléments nutritifs y sont acheminés jusqu'à certains endroits où ils sont libérés. Il a décrit la croissance des micro-organismes autour des racines comme étant "explosive," la composition et l'abondance des populations variant proportionnellement avec le degré de décomposition des racines. Il a trouvé en abondance des chaînes de cellules coccoïdes, des fils de cellules minuscules dont il n'a pu déterminer s'il s'agissait de bactéries ou d'actinomycètes et des filaments appartenant de

toute évidence à des actinomycètes. La croissance des champignons a été stimulée dans une mesure moins notable. La colonisation des racines vivantes était assez variable et il n'y avait pas de micro-organismes sur une bonne partie des radicelles et de la surface des grosses racines.

Lochhead (1940), lors du premier d'une série de travaux réalisés par des Canadiens, a noté que la majorité des bactéries colonisant la rhizosphère était de courts bâtonnets gram-négatifs, la proportion de bâtonnets gram-positifs, de bâtonnets coccoïdes et de formes sporulées étant faible. Les bactéries prédominantes dans le sol comme Corynebacterium étaient rares. Lochhead et Chase (1943) ont mis au point une méthode de classification en fonction des besoins nutritifs basée sur la capacité de croissance des micro-organismes dans un milieu de base enrichi avec divers facteurs de croissance et acides aminés ou avec des facteurs non identifiés présents dans des extraits de sol et de levure. Ils ont observé qu'en général les espèces du genre Corynebacterium avaient des besoins nutritifs complexes, 57,3 % des isolats n'étant capables de se développer qu'en milieu additionné d'extraits de levure ou de sol. Les organismes ayant besoin d'acides aminés sont proportionnellement plus nombreux dans la rhizosphère, mais la plupart des colonisateurs de cette couche n'ont pas besoin de facteurs de croissance pour se développer (Lochhead et Thexton, 1947). Les bactéries qui ont besoin d'acides aminés se développent dans le filtrat de cultures de bactéries de la rhizosphère croissant en milieu de base, ce qui indique que ces deux groupes sont étroitement apparentés (Payne et al., 1957). La croissance préférentielle des bactéries qui ont besoin d'acides aminés dans la rhizosphère s'explique aussi en partie par le fait que des quantités appréciables d'acides aminés sont libérées par les racines des plantes qui poussent dans un terrain régulièrement asséché et humidifié (Katznelson et al., 1955).

D'autres groupes de bactéries comme les ammoniotéliques, les dénitrifiantes et les anaérobies facultatives sont relativement abondants dans la rhizosphère (Katznelson, 1946). Les bactéries de la rhizosphère peuvent réduire le bleu de méthylène; cette propriété, qu'on a proposé d'utiliser comme moyen simple et rapide de mesurer le métabolisme, s'est avérée être considérablement accrue (Katznelson et Rouatt, 1957a) par comparaison avec les colonisateurs du sol non rhizosphérique. Dans l'ensemble, les micro-organismes isolés de la rhizosphère se développent beaucoup plus vite (Rouatt et Katznelson, 1957) et leurs réactions à l'addition de certains composés comme les acides aminés (Katznelson et Rouatt, 1957b) sont plus dynamiques. Ces réactions, à savoir l'ammonification, la réduction de bleu de méthylène et l'assimilation d'acides aminés, varient en fonction de l'intensité de la lumière à laquelle sont exposées les plantes hôtes, ce qui indique que la photosynthèse et le transport des glucides joueraient un rôle direct dans l'effet de rhizosphère (Rouatt et Katznelson, 1960).

Bien que ces observations résultent de l'étude de plantes de culture, on a pu constater par la suite qu'elles s'appliquaient aussi à la rhizosphère de plantules de bouleau jaune (Ivarson et Katznelson, 1960). L'effet de rhizosphère était plutôt faible dans les premiers échantillons prélevés sur le terrain et surtout dans l'horizon organique; il a été difficile d'éliminer de l'échantillon de sol témoin les débris de racines et les micro-organismes de la rhizosphère des plantes autres que le bouleau. On a constaté que l'effet de rhizosphère pourrait être marqué dans les sols forestiers riches en matière organique. L'effet chez les plantules de bouleaux en serre diminuait juste

avant l'émergence des feuilles, augmentant graduellement jusqu'à devenir marqué durant leur développement. Ces observations rappellent celles de Starkey (1938) selon qui les bactéries de la rhizosphère sont particulièrement nombreuses lorsque les racines se décomposent, ce qui se produirait après l'éclosion des bourgeons d'après Ivarson et Katznelson (1960). Katznelson et al. (1962) ont également étudié des plantules de bouleaux cultivées en serre avec et sans mycorhizes. Ils ont constaté que sur les plantules cultivées en présence de mycorhizes, l'ensemble des populations bactériennes s'étaient considérablement accrues et qu'il en était de même des réducteurs du bleu de méthylène, des ammoniotéliques et des fermenteurs de glucose. Ils ont par ailleurs noté une baisse des populations de champignons microscopiques près des racines colonisées par des mycorhizes, cette diminution s'accompagnant du remplacement des Pythium, Fusarium et Cylindrocarpon par des champignons sporulés actifs comme Penicillium et Mycelium radicis atrovirens. Selon eux, les exsudations des racines seraient plus abondantes en présence de mycorhizes.

Bien des travaux ont été consacrés à l'étude du rôle des exsudations des racines des plantes supérieures. Rovira (1956) a préparé un "exsudat" de racine soluble par extraction à l'acétone avec lequel il a montré que les micro-organismes de la rhizosphère réagissaient plus à cette substance que ceux du sol non rhizosphèrique. Les bactéries de la rhizosphère réagissaient mieux à l'exsudat lorsque le milieu contenait aussi du glucose et des acides aminés et leur réaction était négative en présence d'extrait de levure. Dans le sol non rhizosphérique, l'exsudat stimulait exclusivement les bâtonnets gram-négatifs. Slankis et al. (1964) ont attentivement suivi la libération des substances marquées au ^{14}C par les racines de plantules de pin blanc axéniques cultivées en solution dont les parties aériennes avaient été exposées à du $^{14}CO_2$. Au bout de huit jours, l'absorption du marqueur était terminée et il en était apparu environ 1 % dans la solution nutritive. Cette dernière contenait entre autres divers acides aminés ainsi que des acides organiques et des sucres. L'acide malonique était le plus abondant, mais le glucose, la glutamine, l'asparagine et l'acide shikimique, produit intermédiaire de la synthèse des acides aminés aromatiques, étaient aussi présents en quantités élevées. Smith (1977) a rassemblé, en plus des résultats de ses propres travaux, un grand nombre de renseignements sur le rôle des exsudations des racines des arbres dans les écosystèmes forestiers. Les plantules produisent des glucides plus variés et plus abondants que les arbres matures, mais ceux-ci produisent six fois plus d'acides organiques par unité de poids sec et libèrent la plupart des acides aminés en quantités plus élevées. Smith a mis au point sa propre technique d'étude en milieu naturel: il s'agit d'exciser la pointe des racines au début de la saison de croissance, puis, lorsque de nouvelles pointes dépourvues d'assise subéreuse se sont développées à la fin de la saison, de recueillir les exsudats libérés dans une dilution d'éléments nutritifs après stérilisation superficielle complète. Il mentionne que cette méthode présente certains inconvénients: elle demande beaucoup de travail, ne permet pas d'observer les changements saisonniers ni d'évaluer l'effet des mycorhizes ainsi que de certains autres membres de la microflore normale de la surface des racines.

Dans deux études récentes, on a obtenu des preuves directes et indirectes que l'exsudation des racines s'accroît en présence d'une microflore bactérienne normale. L'étude du bilan du carbone dans la rhizosphère de plants d'orge cultivés en solution (Barber et Lynch, 1977) a montré que dans

les cultures non stériles, la biomasse bactérienne était trop importante pour qu'on l'explique seulement par l'assimilation des glucides que libèrent les plantes en l'absence de micro-organismes. En six jours, les plantes des cultures axéniques ont libéré 3,5 mg de glucides, tandis qu'il s'est développé 14,17 mg de bactéries dans les cultures non stériles. C'est là une preuve concluante que les populations microbiennes stimulent l'exsudation chez les racines. En abaissant la concentration des exsudats à proximité des racines de plants de blé par des changements fréquents de solution nutritive, Prikryl et Vancura (1980) ont pu simuler les effets de l'assimilation bactérienne, si bien que la quantité totale d'exsudat produit a doublé.

D'autres études consacrées aux populations de la rhizosphère ont confirmé de façon générale les résultats obtenus au Canada lors des premiers travaux réalisés dans ce domaine. La rhizosphère des citrus est dominée par des bâtonnets gram-négatifs non sporulés et les micro-organismes qui réduisent les nitrates, le bleu de méthylène, qui liquéfient la gélatine, hydrolysent l'amidon ainsi que ceux qui ont besoin d'acides aminés pour se développer y sont relativement abondants par comparaison au sol non rhizosphérique (Rangaswami et Vasantharajan, 1962). Oswald et Ferchau (1963) ont isolé beaucoup plus d'espèces bactériennes de la rhizosphère de conifères (44) que du sol témoin (29), pour un nombre à peu près égal de tentatives. Skyring et Quadling (1969) ont testé au moyen de 98 épreuves biochimiques deux séries de 100 isolats provenant de sols rhizosphériques et non rhizosphériques d'une culture de lin; leur interprétation était fondée sur l'analyse des principales composantes, une technique qui permet de regrouper les résultats. Les micro-organismes isolés du sol témoin appartenaient au groupe des formes Arthrobacter et Corynebacterium, tandis que ceux de la rhizosphère ressemblaient pour la plupart aux Pseudomonas, avaient plus vraisemblablement un métabolisme de fermentation, et étaient "moins exigeants du point du vue nutritif." Les auteurs ont insisté sur les grandes différences qu'ils ont relevées entre les isolats du sol témoin et ceux de la rhizosphère.

On s'est aussi intéressé aux transformations que subit l'azote dans la rhizosphère. Nette (1955) a signalé que les populations de micro-organismes dénitrifiants augmentent de 10 à 100 fois dans la rhizosphère de chênes, mais que peu d'azote gazeux n'est produit sans l'addition d'un substrat carboné. Les bactéries dénitrifiantes dominantes, qui semblaient apparentées aux Pseudomonas et Achromobacter, pouvaient également cataboliser le nitrate pour produire de l'ammoniac. Neal et al. (1964, 1968) ont constaté que les populations de micro-organismes ammoniotéliques augmentaient considérablement dans la rhizosphère d'aulnes lorsqu'il s'y trouvait des mycorhizes, tandis qu'autour des racines subéreuses, les réducteurs de nitrate étaient relativement plus nombreux. On a observé le même phénomène, quoique dans une moindre mesure, avec le Douglas taxifolié. Leval et Remacle (1969) ont noté un effet exactement opposé sur les racines de peupliers mycorhizés et non mycorhizés. Leurs résultats indiquaient aussi que les populations bactériennes de la rhizosphère changent à mesure que vieillissent les arbres. Dans la rhizosphère des peupliers faux-trembles, les Pseudomonas sont communs sur les jeunes arbres, tandis que les actinomycètes colonisent surtout les sujets plus âgés. Dangerfield et al. (1975, 1978) soutiennent que les micro-organismes ammoniotéliques étaient en réalité moins abondants dans la rhizosphère des jeunes pins tordus. Cependant, ils ont omis de préciser les conditions et la durée de l'entreposage de leurs échantillons et n'ont pas mentionné s'il s'y trouvait des mycorhizes. A en juger par l'augmentation

extrêmement élevée des populations microbiennes de la rhizosphère par rapport à celles de leurs échantillons de sol témoin, il se pourrait que le secteur qu'ils ont étudié (l'emprise d'une ligne électrique) ne soit pas caractéristique. De plus, leur échantillonnage comprenait des racines grandes et petites, indifféremment. Pour que le comptage des populations de la rhizosphère soit exact, il est essentiel que la préparation des échantillons soit rapide.

Le fait que les racines soient relativement sans effet sur les populations de champignons microscopiques a laissé perplexes de nombreux chercheurs. Harley et Waid (1953) ont indiqué que les comptages sur boîte de Petri ne mettent probablement en évidence que l'absence de spores de champignons car, par leur technique de lessivage, ils ont montré qu'au cours du développement des racines, les populations de champignons se succèdent dans un ordre prévisible. Jackson (1957, 1960) a noté qu'effectivement les racines des plantules pouvaient stimuler la germination des spores malgré l'effet fongistatique observé dans le sol non rhizosphérique. D'autres études réalisées sur les produits de lessivage de racines ont permis de confirmer les résultats de Harley and Waid (Peterson, 1958; Taylor et Parkinson, 1961; Parkinson et al., 1963). Cependant, en comparant les mycéliums d'un sol témoin à ceux de la rhizosphère d'une culture de haricots nains par l'analyse sur pellicules de gélose, on a constaté que les mycéliums n'avaient que doublé de longueur dans la rhizosphère et que cet effet n'atteignait toute son ampleur que lorsque les plantes étaient parvenues à maturité (Parkinson et Thomas, 1969). La streptomycine et l'actidione, inhibiteurs de la croissance des bactéries et des champignons respectivement, ont servi à mettre en évidence les différences de respiration entre les sols rhizosphériques et non rhizosphériques (Vancura et Kunc, 1977). Dans le cas de la betterave à sucre, 76,7 % de la respiration dans la rhizosphère a été attribuée à des bactéries; en effet, par rapport à l'inhibition totale qu'on pouvait obtenir avec les deux inhibiteurs, la streptomycine a inhibé, à elle seule, 76,7 % de la respiration. Par contre, dans le sol non rhizosphérique, la respiration bactérienne ne représentait que 17,6 % de la respiration totale. Bien que les champignons puissent devenir assez nombreux dans la rhizosphère d'une plante présentant un état pathologique (Timonin, 1966), les bactéries dominent apparemment la microflore de la rhizosphère normale, souvent en association avec des mycorhizes.

4.3.2 Mycorhizes

La nature et l'activité de ces associations entre champignons et racines suscitent beaucoup d'intérêt depuis de nombreuses années, mais il reste encore à élucider d'importants points au sujet de la physiologie et de la taxonomie microbienne. On reconnaît que la sélection et la culture de certaines mycorhizes pourraient s'avérer d'un grand intérêt pour les gestionnaires des ressources agricoles et forestières, mais la recherche dans ce domaine est plutôt limitée. Des ouvrages ont été consacrés aux deux principaux types de mycorhizes: les formes endotrophes (Sanders et al., 1975) et les formes ectotrophes (Marks et Kozlowski, 1973). Les mycorhizes endotrophes sont extrêmement répandues: elles sont associées à presque toutes les plantes cultivées sur une grande échelle et à un certain nombre d'arbres. Les formes ectotrophes colonisent tous les Pinaceae ainsi que d'autres conifères et certains feuillus. En guise d'introduction dans ce domaine, nous recommandons deux études de synthèse parues récemment (Maronek et al., 1981; Trappe, 1977); ces études, qui traitent des mycorhizes ectotrophes, s'adressent aux

pépiniéristes. On y décrit les nombreuses études réalisées sur l'absorption de phosphate inorganique par les mycorhizes.

L'échange de carbone entre la plante hôte et le champignon est un sujet intéressant, d'une part, parce que les détails de ce processus suscitent beaucoup de divergences d'opinions et, d'autre part, parce qu'en l'étudiant, nous aurons probablement une connaissance beaucoup plus complète du cycle du carbone en milieu forestier. Les faits qui nous portent à croire que les mycorhizes participent à la décomposition de la litière et apportent du carbone aux racines des plantes constituent une preuve considérée comme "circonstancielle" (Mosse, 1959). Néanmoins, la thèse selon laquelle le carbone circulerait strictement dans un sens, soit depuis les plantes supérieures jusqu'aux champignons, est également difficile à défendre. Harley (1971), qui y est favorable, note que "les champignons mycorhizateurs ne reçoivent que de leur hôte le carbone nécessaire à leur développement et l'absorbent directement des produits de photosynthèse avec une avidité considérable." Hacskaylo (1973) reprend ce commentaire en le nuançant: "Dans la nature, les champignons ectomycorhizateurs tirent principalement des racines de leur hôte les glucides nécessaires à leur développement...certaines espèces de champignons peuvent toutefois être capables de synthétiser des enzymes qui leur permettront d'hydrolyser la cellulose et d'autres glucides complexes, mais cette caractéristique n'est apparemment pas très répandue." Les observations de Went et Slark (1968) sur les plantes tropicales les mènent à la conclusion opposée, à savoir que les champignons mycorhizateurs "transmettent aux racines vivantes des éléments nutritifs (minéraux libres ou substances organiques contenant des minéraux) qu'ils puisent directement dans la matière organique, les pertes au profit du sol minéral étant minimales."

L'étude principale citée à l'appui de l'hypothèse d'un transfert unidirectionnel des éléments nutritifs de la plante hôte aux champignons, est celle de Lewis et Harley (1965). Ces chercheurs ont fait toutes leurs analyses sur des pointes de racines de hêtre excisées, les unes colonisées par des mycorhizes ectotrophes et les autres n'ayant pas été infectées. Ils ont montré que la pointe des racines mycorhizées absorbait 2,5 fois plus de glucose, de fructose et de saccharose marqués au ^{14}C que les racines non infectées. Dans les racines mycorhizées, la plus grande partie des sucres absorbés était transformée par le champignon en divers composés insolubles (mannitol, tréhalose, glycogène) et stockée sous cette forme dans le manchon fongique enveloppant la racine. Les chercheurs dégagaient ensuite la partie excisée de la racine du manchon fongique, ne le laissant intact que près de la pointe. Lorsque la partie "dénudée" de la racine était mise en contact avec de la gélose additionnée de saccharose marqué au ^{14}C, le même processus d'accumulation se produisait, les composés de stockage insolubles apparaissant, bien qu'en moins grande quantité, dans le manchon fongique. Le taux d'absorption ne représentait alors que 5 % de la valeur obtenue lorsqu'on met en contact avec de la gélose la pointe d'une racine enveloppée sur toute sa longueur d'un manchon fongique intact. Les chercheurs ont en outre constaté que des pointes de racines mycorhizées agitées dans du mannitol marqué au ^{14}C rejetaient 12 % du mannitol absorbé sous forme de ^{14}CO, cette respiration ne représentant que 1 % de l'absorption observée chez les racines non infectées.

On pourrait penser que ces expériences montrent que le champignon mycorhizateur ectotrophe peut facilement absorber et métaboliser du carbone provenant de sources externes, mais Lewis et Harley en ont tiré des conclusions bien différentes. Selon eux, "le champignon tire de la plante des glucides qu'il transforme en substances de réserve qui lui sont propres, de sorte qu'il subsiste un gradient de concentration par rapport à l'hôte." Harley (1971) reprend ces résultats dans une publication ultérieure pour montrer que les glucides sont transportés de façon unidirectionnelle vers la pointe des racines mycorhizées. A ce sujet, il semblerait que la méthode d'expérimentation excluait toute possibilité de mettre en évidence un déplacement dans l'autre sens. De plus, bien qu'on ait clairement montré que le champignon synthétise des substances de réserve, les résultats justifient difficilement la conclusion voulant qu'il y aurait eu création d'un gradient de concentration. Néanmoins, cette étude a été citée à maintes reprises comme preuve que les champignons mycorhizateurs dépendent uniquement des plantes hôtes pour obtenir l'énergie dont ils ont besoin.

Une autre preuve que l'on cite fréquemment pour montrer qu'il y a déplacement "unidirectionnel" d'éléments nutritifs découle des études sur les besoins en glucides de champignons mycorhizateurs se développant en culture pure. Bon nombre de ces champignons ne se développent pas lorsque leur seule source de carbone est de la cellulose ou de la lignine, alors qu'au contraire bon nombre de basidiomycètes qui colonisent la litière assimilent l'un ou l'autre de ces composés. Lindeberg (1948) a remarqué que la propriété de décomposer la lignine et la cellulose est liée à la présence d'un enzyme de type "polyphénoloxydase." Elle a constaté qu'en général les basidiomycètes mycorhiziens n'en produisent pas, sinon qu'en petite quantité, mais que la distinction par rapport aux habitants de la litière n'était pas claire: "certains genres contiennent des types transitoires, dits agents mycorhizateurs facultatifs, parce qu'ils peuvent produire des fructifications sans que leur mycélium soit relié aux racines d'un arbre...Lactarius deliciosus, qui est généralement considéré comme un champignon mycorhizateur typique, est d'un intérêt particulier, du fait de sa forte réaction à la polyphénoloxydase." Hacskaylo (1965) a fait une description très imagée de l'arrêt du développement des fructifications de Thelephora terrestris après qu'il eut caché la lumière en recouvrant d'un morceau de tissu épais les plantules de pin hôtes: "Les jeunes sporophores et les masses mycéliennes, initialement d'une couleur variant du jaune brun au brun et d'apparence sèche, se transformaient en une masse affaissée humide brun foncé et ceux qui poussaient sur des souches s'asséchaient et prenaient une teinte foncée." Lorsque les plantules ont de nouveau été exposées à la lumière quatre semaines plus tard, le développement a repris, même chez les sporophores affaissés. La démonstration de cette forte dépendance à l'égard de la plante hôte ne constitue pas pour autant une preuve que les champignons ectomycorhizateurs sont incapables de métaboliser les composés carbonés exogènes.

Lamb (1974) a montré que les champignons ectomycorhizateurs communs dans les pépinières et les plantations peuvent assimiler une grande variété de composés au carbone administrés un à la fois, notamment le glycogène, la dextrine, l'amidon et la pectine. Il s'écoule souvent un temps considérable avant que ne commence la croissance proprement dite, ce qui peut signifier que dans bien des expériences réalisées auparavant, l'absence de croissance serait due à une incubation trop courte. La cellulose seule constitue un substrat médiocre. Cependant, si l'on y ajoute du glucose, des mycorhizateurs répandus

comme Pisolithus tinctorius et Rhizopogon roseolus se développent très bien. Bon nombre de ces espèces n'avaient jamais été étudiées auparavant. Lamb (1974) a conclu: "Les espèces mycorhiziennes qui dominent dans les pépinières et les champignons non identifiés qui sont répandus dans les plantations sont peut-être moins exigeants, du point de vue des besoins en carbone, que les champignons mieux connus, de sorte qu'ils sont mieux adaptés pour survivre dans les sols en l'absence d'une plante hôte qui leur convienne."

Mosse (1959) a minutieusement examiné des mycéliums "extramatriciels" rayonnant autour de racines infectées par des endomycorhizateurs. Elle a remarqué que le nombre de points d'attache du mycélium externe et l'importance de l'infection intercellulaire augmentaient de façon significative lorsque le sol était enrichi avec du fumier plutôt qu'avec des engrais inorganiques. Elle a constaté que les champignons "accéléraient la décomposition de la matière organique." Il en est de même des endomycorhizateurs des régions tropicales dont on dit qu'ils tissent un réseau qui s'entrelace entre et à travers les feuilles de la litière, les branches cassées, les fruits massifs et ligneux" et "sont fixés sur la matière organique en décomposition par des filaments et des hyphes" (Went et Stark, 1968). Wenger (1955) a observé un ralentissement considérable du développement de mycorhizes colonisant les pins dans un secteur où l'on avait enlevé l'horizon A au bulldozer, par comparaison aux terrains où les horizons organiques étaient intacts, mais il a expliqué ce phénomène par une réduction des sources d'infection. On pourrait aussi interpréter la stimulation du développement des mycorhizes qu'on observe après la stérilisation d'un sol (Mosse, 1959; Skinner et Bowen, 1974) comme une réaction à un changement de l'approvisionnement en éléments nutritifs.

Clowes (1951, 1954) a réalisé d'excellents travaux sur le développement des mycorhizes de l'extrémité des racines et ses résultats indiquent que les cellules de la coiffe de la plante hôte poussent et se détachent constamment, même lorsqu'elles sont complètement enveloppées dans le manchon fongique. Il a montré que les hyphes du manchon entouraient les cellules mortes et les digéraient. A ce propos, il s'est demandé ce qu'il advenait des polyphénols et de la cellulose que contenaient ces cellules; selon lui, l'hypothèse la plus simple serait que les mycorhizes décomposent également ces composés. Chilvers (1968) a produit par la suite des photos au microscope électronique qui corroboraient la théorie de Clowes, c'est-à-dire que les cellules de la coiffe de la racine sont décomposées dans le manchon fongique.

Les études de Levisohn (1953, 1956, 1960) sur le rôle des mycorhizes dans le boisement d'une lande infertile sont rarement discutées. Elle a inoculé Rhizopogon luteolus, un mycorhizateur ectotrophe normalement associé avec le pin sylvestre, dans des pots où poussaient des cyprès de Lawson, un conifère qui ne s'associe qu'avec des mycorhizateurs endotrophes. La croissance des racines et des pousses a été stimulée de façon notable, malgré l'absence de formation mycorhizienne. Par la suite, on a constaté que les mycorhizateurs ectotrophes stimulent la croissance d'autres essences (Fraxinus, Robinia) s'associant normalement à des champignons endotrophes et qu'ils favorisent le développement des espèces (Picea, Pinus, Betula) à champignons ectotrophes avant que ceux-ci ne produisent leurs formations mycorhiziennes. Par contre, on n'a pas trouvé de mycorhizateurs endotrophes qui stimulent les essences s'associant normalement avec des champignons ectotrophes. Levisohn a également remarqué que lorsque les formations mycorhiziennes apparaissaient avec un retard excessif, il pouvait se produire des effets délétères. Boletus

scaber, qu'on voit souvent en association avec des bouleaux d'un certain âge, a pris beaucoup de temps à former des mycorhizes sur de jeunes sujets. A cause de cette lenteur, les racines de l'arbre sont demeurées sans protection contre les attaques du micro-organisme pathogène Mycelium radicis atrovirens. Selon Levisohn, les mycorhizateurs ectotrophes Boletus scaber et Rhizopogon luteolus décomposent la matière organique autour des racines et en libèrent les éléments nutritifs, ce qui est normalement bon, sauf pour les plantules de bouleau sans protection.

La concentration d'azote dans la plante hôte augmente également sous l'action mycorhizienne. Bjorkman a d'abord émis l'hypothèse selon laquelle une lumière forte et une pénurie d'azote et de phosphore dans le sol entraîneraient l'accumulation de sucres réducteurs dans les racines et, par la suite, l'infection de ces dernières par des champignons mycorhizateurs (voir dans Harley, 1959). Marx et al. (1977) ont récemment vérifié cette théorie. La concentration de saccharose et de fructose dans les racines de pin est au plus bas lorsqu'abondent l'azote et le phosphore et Pisolithus tinctorius produit beaucoup moins de mycorhizes dans ces conditions. Le saccharose des petites racines, dont la concentration a été mesurée avant l'inoculation du champignon, a déterminé 85 % de la variation de développement des mycorhizes. Il n'y avait cependant pas de corrélation dans le cas du fructose, ce qui a fait dire aux chercheurs que c'est un sucre non réducteur (le saccharose) qui influe sur la formation des mycorhizes et non un sucre réducteur comme le pensait Bjorkman. Selon Ratnayake et al. (1978), la rareté du phosphore détermine la teneur en phospholipides de la membrane des cellules de la racine. Les racines qui retiennent peu les liquides et qui sont pauvres en phosphore exsudent plus de sucres et d'acides aminés; à l'inverse, l'inhibition de la synthèse mycorhizienne par le phosphore vient de ce que "l'exsudation des racines diminue par suite d'une modification de la membrane."

Des composés azotés organiques et inorganiques sont acheminés par le mycélium des champignons mycorhizateurs jusqu'à la plante hôte (Melin et Nilsson, 1952, 1953). Certains acides aminés, comme l'arginine et la citrulline, s'accumulent dans les racines des plantes sous des conditions de déficience en azote. Ces accumulations indiquent un blocage du "cycle ornithine" de la synthèse des acides aminés, ce qui est généralement adouci par l'infection mycorhizienne (Krupa et al., 1973). Quelques cyclages d'acides aminés peuvent se produire entre l'hôte et le champignon. Le nitrate n'est pas assimilé par la plupart des mycorhizes et il n'y a aucune réponse respiratoire tandis que l'absorption d'ammonium est rapide, spécialement lors de la présence de sucres ajoutés et d'acides organiques (Harley et al., 1954; Carrodus, 1966). Le bicarbonate est pris comme un ion "équilibrant" en association avec l'absorption d'ammonium et est incorporé rapidement en acides aminés (Harley, 1964).

D'autres fonctions de certaines espèces mycorhiziennes incluent une tolérance accrue de l'hôte aux hautes températures (Marx et Bryan, 1971) et aux basses températures (Maronek et Hendrix, 1978). La croissance du champignon mycorhizien (Cenococcum graniforme a lieu à des taux d'humidité bien au-dessous du point de flétrissement de la plante (Worley et Hacskaylo, 1959; Mexal et Reid, 1973; Theodorou, 1978) même s'il n'est pas clair que ceci a un effet bénéfique sur la plante hôte. Les mycorhizes ne survivent pas en milieu anaérobie, mais elles n'en sont pas pour autant absentes des

terrains périodiquement inondés comme en attestent les associations entre certains types mycorhiziens et les saules dans les terres marécageuses du nord (Marshall et Pattullo, 1981).

Les mycorhizes sont pour la plante hôte une protection importante contre les maladies des racines (Marx et Devey, 1967, 1969; Marx, 1972). Selon Zak (1964), il y aurait quatre mécanismes de protection possibles: assimilation des glucides excédentaires, barrière physique bloquant les rhizomorphes, etc., production d'antibiotiques et maintien d'une population favorable dans la rhizosphère.

Ces études ont une grande signification en gestion forestière. Selon l'espèce, le champignon mycorhizateur est plus ou moins adapté pour survivre dans des conditions extrêmes de température et d'humidité et pour décomposer la litière. On pourrait peut-être accélérer la décomposition de la litière là où s'accumule de "l'humus brut" en choisissant les formes mycorhiziennes appropriées. Il n'y a aucune raison de croire qu'un champignon mycorhizateur généralement associé avec les sujets matures d'une essence forestière sera des plus bénéfiques pour les plantules. Il se peut en fait que diverses associations mycorhiziennes se succèdent sur l'arbre à mesure qu'il se développe, mais on n'a probablement pas les données nécessaires pour vérifier cette hypothèse. Si les mycorhizes endotrophes abondent dans la litière en décomposition, on peut augmenter la circulation des éléments nutritifs en mélangeant les essences à mycorhizes endotrophes avec des espèces normalement colonisées par des formes ectotrophes. La circulation des éléments nutritifs est parfois meilleure dans les terrains colonisés par divers types de formes mycorhiziennes en raison de la compétition que se font ces champignons. Nos connaissances pratiques s'enrichiraient sûrement beaucoup si des programmes étaient entrepris pour isoler systématiquement tous les champignons mycorhizateurs d'un bon nombre de sols forestiers de types différents.

Un organisme qui vit longtemps dans le sol doit être en mesure de contrer la lyse et d'autres formes moins dangereuses de parasitisme. Il n'est pas donc surprenant que les basidiomycètes, y compris les champignons mycorhizateurs, aient un pouvoir antibiotique considérable (Wilkens, 1945; Santoro et Casida, 1962; Sasek et Musilek, 1967). Alors que chez un actinomycète la production d'antibiotiques serait probablement un signe de parasitisme, chez les basidiomycètes il pourrait aussi s'agir d'un mécanisme de défense, servant peut-être à l'établissement d'une sphère d'influence pour une espèce en particulier. Ikediugwu et Webster (1970a et b) ont observé un phénomène qu'ils ont nommé "interférence mycélienne:" il s'agirait d'une "modification radicale de la perméabilité de la membrane cellulaire" accompagnée d'une chute de la pression hydrostatique ainsi que de la vacuolisation et de la granulation du cytoplasme des espèces touchées. Ils ont montré que l'interférence mycélienne se produisait chez une grande variété de basidiomycètes coprophiles, ceux-ci interférant avec la plupart des champignons inférieurs et même entre eux. En général, les basidiomycètes des autres types de sols possédaient aussi cette caractéristique, mais non les champignons inférieurs. Les effets étaient surtout notables à l'extrémité des hyphes mycéliens en croissance. Les auteurs n'ont pas précisé s'il s'agissait selon eux d'une action antibiotique.

Gadgil et Gadgil (1971) ont réalisé une expérience bien simple pour montrer que les champignons mycorhizateurs exercent un effet inhibiteur sur

les saprophytes de la litière. Après avoir délimité 12 parcelles carrées de un mètre de côté dans un peuplement de Pinus radiata, ils ont étudié les effets de quatre traitements appliqués dans trois parcelles chacun. Le premier traitement consistait à creuser toutes les deux semaines une tranchée de 30 cm sur le pourtour des parcelles, d'enlever la litière et de débarrasser le sol de toutes les racines qu'il contenait jusqu'à 30 cm de profondeur, puis de remplacer la litière. Les parcelles traitées selon la deuxième méthode étaient également entourées d'une tranchée; toutes les deux semaines, on en retirait la litière pour déterrer les racines sans les enlever, puis la litière était remplacée. Selon la troisième méthode, les parcelles étaient isolées par une tranchée et on en enlevait la litière pour ensuite la remplacer. Enfin, le quatrième traitement consistait simplement à enlever puis à remplacer périodiquement la litière. Les trois premiers traitements ont provoqué une perte de poids très significative ($p = 0,001$) par comparaison aux résultats obtenus avec le quatrième traitement qui ne se distinguait des autres que par le fait que les parcelles n'étaient pas entourées d'une tranchée. Les hyphes mycorhiziens, abondants dans les parcelles traitées selon la quatrième méthode, sont disparus des parcelles entourées d'une tranchée. On a conclu que les champignons mycorhizateurs, "bénéficiant d'un avantage biologique parce que n'étant pas tributaires de la litière pour combler leurs besoins énergétiques, deviennent dominants et bloquent l'action des organismes saprophytes. La décomposition de la litière est ralentie, et les conditions sont alors propices à la formation d'un mor."

Dans deux études subséquentes, on a trouvé d'autres preuves que les champignons mycorhizateurs inhibent la décomposition de la litière. Des expériences en laboratoire ont montré que le taux de décomposition est beaucoup moins élevé dans les pots renfermant des plantules mycorhizées que dans ceux qu'on n'a pas infectés (Gadgil et Gadgil, 1975). Dans cette étude, on a également signalé que le pH et l'humidité du sol augmentaient dans les parcelles entourées d'une tranchée. Toutefois, après avoir fait des expériences de "simulation de coupe à blanc" en laboratoire, où les modifications physiques du sol pouvaient en grande partie être contrôlées, Gadgil et Gadgil (1978) ont conclu que "les changements biologiques qui résultent d'une coupe à blanc, y compris l'interruption de l'influence des racines mycorhizées, favorisent davantage la décomposition de la litière que l'effet physique des changements climatiques".

4.3.3 Décomposition des petites racines

Comme nous l'avons mentionné auparavant, la décomposition des petites racines n'a été que très peu étudiée. Il semble néanmoins, d'après nos connaissances actuelles, que la transformation des petites racines soit un processus beaucoup plus dynamique que la décomposition de la litière de feuilles et il se pourrait qu'elle ait une grande influence sur la minéralisation, et, subséquemment, sur l'assimilation des éléments nutritifs par les plantes.

Récemment, Grier et al. (1981) ont comparé entre eux deux peuplements de Douglas taxifoliés, un âgé de 23 ans et l'autre, de 180 ans. Leur méthode d'échantillonnage consistait à mesurer la biomasse des petites racines contenues dans un certain nombre de carottes de terre prélevées à intervalles rapprochés au cours de l'année. La différence entre "les hauts et les bas" de la biomasse des racines représente la production nette. La biomasse des petites racines a atteint une valeur de pointe au printemps, soit à l'époque où l'eau de fonte des neiges commence à s'infiltrer dans le sol. Elle a

diminué lorsque les parties aériennes des plantes ont commencé à se développer. En automne, elle a de nouveau atteint une valeur de pointe, plus précisément vers la fin d'août dans le peuplement de jeunes arbres et au début d'octobre dans le bois mature. Dans le peuplement de 23 ans, 30 % de la totalité des petites racines se trouvaient dans la couche organique du sol, comparativement à 52 % dans le peuplement mature. La production annuelle en poids sec dans le sous-sol (= décomposition) était de 11 820 kg ha^{-1} dans le jeune peuplement et de 12 230 kg ha^{-1} dans le peuplement de 180 ans, soit respectivement 55 % et 69 % de la production primaire nette totale (dans le sous-sol et sur le sol). Au moins 83 % de la "production de détritus totale" (litière de feuilles et litière de racines) se trouvait dans le sous-sol dans les deux peuplements. Les auteurs ont signalé que ce serait une erreur d'évaluer la transformation des débris sur l'ensemble du sol d'une forêt uniquement en fonction de l'apport de litière à la surface du sol. Ils ont remarqué que "la distribution et la production des composantes du sous-sol de ces écosystèmes semblent changer à mesure qu'ils vieillissent. Ce changement de structure se caractérise par une exploitation accrue des détritus et une exploitation réduite du sol minéral." Selon eux, pour extraire des éléments nutritifs des détritus, les arbres matures doivent fournir plus d'énergie pour concurrencer les organismes saprophytes et cette dépense additionnelle se reflète par une augmentation de la production et de la transformation des petites racines, y compris des mycorhizes.

Bien que la production de détritus qu'ont mesurée dans le sous-sol Grier et al. (1981) soit plus élevée que les valeurs indiquées dans deux autres études de la transformation des racines (Harris et al., 1977; Persson, 1978, 1980), il demeure sans conteste qu'elle excède la production de détritus à la surface du sol. Il se peut toutefois que la transformation des racines s'accomplisse en grande partie dans le complexe formé par la plante et les mycorhizes qui la colonisent et que les composés organiques soient acheminés vers les couches supérieures plutôt que d'être mis à la disposition des saprophytes du sol. Dans les régions tropicales, comme Jordan et Escalente (1980) l'ont montré, on peut établir une relation quantitative entre la disparition de la litière de feuilles et l'apparition de nouvelles racines. Cette constatation vient étayer l'hypothèse de Went et Stark (1968) selon qui les composés organiques seraient, dans certaines circonstances, incorporés directement par les mycorhizes dans la matière constituante des racines. Tant qu'on n'aura pas élucidé le rôle des mycorhizes et de la flore bactérienne qui s'y associe, il est peu probable qu'on arrive à mieux comprendre la dynamique de la décomposition des petites racines.

4.4 Décomposition de la litière ligneuse

La décomposition peut être considérable dans les arbres sur pied. Comme c'est le cas des feuilles qui pourrissent dans les arbres, cette transformation préalable influe sur la décomposition qui se produit sur le sol de la forêt. Mangenot (1952) a réalisé en France des études très poussées sur la succession de champignons qui colonisent le tronc des feuillus morts. Le premier stade de la décomposition saprophyte était caractérisé par l'activité de divers parasites capables de décomposer la lignine et qui persistaient après la mort de l'arbre; parmi ceux-ci figurent Armillaria mellea, Polyporus betulinus et Phellinus salacinus. Dans certains cas, ces champignons étaient suffisamment actifs pour exclure toute invasion secondaire d'espèces lignicoles. Comme on

a beaucoup étudié les champignons saprophytes en raison de leur importance économique, nous n'en parlerons ici que brièvement.

Les phytopathologistes ont déjà pensé que l'action microbienne dans les arbres vivants se limitait au bois de coeur, xylème central constitué de tissus morts dont les cellules sont évidées, qui est imprégné de substances phénoliques de couleur foncée (Shigo et Hillis, 1973). Cependant, les tissus vivants sont le siège de nombreuses infections microbiennes et les arbres qui ne produisent pas de bois de coeur sont quand même sujets aux attaques de champignons pathogènes (Shortle, 1979). Les blessures où sont exposées les cellules périphériques vivantes sont colonisées par divers champignons et bactéries; ces organismes ne sont pas tous des saprophytes actifs. La colonisation bactérienne peut retarder la cicatrisation des blessures ouvertes et accroître les risques d'infection par des champignons pathogènes (Shigo, 1965).

Shortle et Cowling (1978) font ressortir tout particulièrement l'effet que peut avoir sur la succession de champignons la réaction de l'arbre dont les blessures sont infectées, réaction consistant en la production abondante de composés phénoliques. Bien que certains champignons saprophytes comme Fomes ignarius puissent coloniser une blessure fraîche, seuls les champignons qui métabolisent le phénol comme Phialophora spp. peuvent se développer dans une mesure appréciable au début. Puis, au fur et à mesure qu'ils décomposent les composés phénoliques antagonistes, Fomes peut reprendre son développement. La décomposition de la cellulose et de la lignine devient plus rapide lorsque l'infection atteint le bois de coeur. Les blessures ne sont pas la seule voie d'infection. Sur la pruche, les basidiospores d'Echinodontium tinctorum germent sur les petits noeuds laissés par les branches inférieures qui tombent naturellement à mesure que les rameaux supérieurs se développent. Le champignon peut demeurer dans un état de dormance pendant de longues années avant que son développement soit déclenché par une blessure (Etheridge et Craig, 1976). Le champignon Ascocoryne sarcoides infecte les arbres par les racines. Il n'est habituellement pas pathogène, mais il peut remplacer Fomes pini comme saprophyte dans les peuplements de pins gris âgés (Basham, 1966). Corticium polygonium, qui s'attaque aux branches cassées du peuplier faux-tremble, est un champignon "colorant" relativement inoffensif qui peut néanmoins causer la pourriture du bois de coeur chez les vieux arbres (Etheridge, 1961). Les peupliers faux-trembles sont reconnus pour être sujets à la pourriture induite par infection de blessures, surtout par Fomes ignarius. Il arrive souvent que les champignons qui provoquent la pourriture des racines du peuplier faux-tremble comme Armillaria mellea, remontent dans l'arbre et provoquent la pourriture du tronc (Basham, 1958, 1979).

Dans les terrains marécageux, le bois de coeur des arbres peut s'imbiber d'eau et être colonisé par une population abondante de bactéries anaérobies. Cette maladie, qu'on appelle "coeur mouillé," commence dans les racines et monte progressivement dans l'arbre. Méthanobacterium peut produire suffisamment de méthane pour qu'une flamme s'allume dans un trou pratiqué dans le bois de coeur (Zeikus et Ward, 1974). La décomposition de la pectine par les Clostridium spp. est la principale transformation. Ces micro-organismes s'attaquent à la membrane des ponctuations, à la paroi primaire des cellules et aux lamelles moyennes, structures qui contiennent de la pectine. Leurs produits de fermentation sont l'acétate, le méthanol et l'hydrogène (Schink et al., 1981a et b). Ces auteurs ont constaté que bon nombre des bactéries qu'on

trouve dans le coeur mouillé fixent l'azote. C'est aussi le cas d'un fort pourcentage des bactéries isolées de sapins vivants en décomposition (Aho et al., 1974). On trouve le plus souvent des bactéries de fermentation gram-négatives à l'intérieur des arbres, mais on a également signalé la présence d'actinomycètes (Blanchette et al., 1981).

Les divers stades de la décomposition du bois sont assez complexes et un grand nombre de micro-organismes y participent. Kaarik (1974) a fait une synthèse complète des publications parues sur ce sujet. Il arrive que les résidus ligneux abondent, comme c'est le cas à la suite d'une catastrophe. On a fait des études sur la décomposition d'arbres ravagés par le feu (Basham, 1957), par le vent (Boyce, 1929; Buchanan, 1940; Davidson et Newell, 1953) et par des insectes (Wright et al., 1956; Basham et Belyea, 1960; Johnson et al., 1979).

La décomposition des branches est lente dans le couvert, partie de l'arbre où se produit jusqu'à 40 % de la perte de poids (Swift et al., 1976). La décomposition du bois s'accélère sur le sol forestier, particulièrement sous l'action des arthropodes terricoles. Au début, les débris sont attaqués par des invertébrés se nourrissant en surface, puis la décomposition s'accélère de façon marquée lorsqu'ils sont envahis par des fourmis, des termites et des coléoptères. Ausmus (1977) a appelé ce processus "canalisation." Elle a constaté que durant ce stade de la décomposition, les populations bactériennes s'accroissaient par un facteur de neuf et que le nombre d'actinomycètes augmentait par un facteur de six, en partie grâce aux invertébrés qui les transportent jusqu'à l'intérieur de l'arbre. L'azote s'accumule rapidement, car il est apporté par les hyphes des champignons et extrait des excréments des insectes par les micro-organismes fixateurs. Il semble que ces derniers soient des Streptomyces et certaines souches peuvent réduire l'acétylène en éthylène. La baisse du pH du bois est temporairement inversée au cours de la canalisation. Ce stade commence par la production de rhizomorphes et la venue des annélides.

Durant la décomposition du bois, il s'accumule généralement des acides organiques et l'humidité augmente. Comme dans le cas des feuilles, la valeur absolue de la teneur en azote s'élève également. A un certain point, elle atteint un "degré critique" dont la valeur est moindre pour les tissus ligneux à décomposition lente que pour les feuilles (Berg et Staaf, 1981). Au-delà de cette concentration, la libération d'azote est proportionnelle à la perte de poids totale. Aber et Melillo (1980) ont montré que le taux initial d'accumulation d'azote dans les feuilles ou dans le bois était proportionnel à la perte de poids.

Les champignons qui décomposent le bois doivent exploiter l'azote d'une manière très efficace, notamment grâce à "un processus dynamique et continu d'autolyse et de réutilisation" se déroulant dans leurs propres tissus (Cowling et Merrill, 1966). Les opinions diffèrent quant à l'importance relative de la fixation de l'azote et du transfert de cet élément par les champignons durant la phase d'accumulation (Ausmus, 1977; Swift, 1977), mais on reconnaît que ces processus sont beaucoup plus importants que l'apport passif dans les précipitations et les eaux de ruissellement. Les hyphes mycéliens sont plus riches en azote que le substrat ligneux qu'ils colonisent; il en est de même d'autres éléments comme le potassium, le magnésium et le phosphore (Cromack et al., 1975; Swift, 1977). Le calcium est assimilé par un

très grand nombre de champignons qui l'excrètent sous forme d'oxalate insoluble, composé qu'on suppose être le principal produit d'excrétion du métabolisme des champignons (Cromack et al., 1977).

On connaît depuis longtemps la différence entre les champignons de la pourriture blanche, qui décomposent tant la cellulose que la lignine, et ceux de la pourriture brune, qui ne décomposent que la cellulose et brisent de façon limitée les groupes méthoxyles de la lignine (Bray et Andrews, 1924). Kaplan et Hartenstein (1980) ont fait la revue d'un certain nombre d'études plus récentes et présenté les résultats de travaux réalisés avec des lignines synthétiques marquées au ^{14}C. Le mécanisme selon lequel les champignons de la pourriture brune décomposent la cellulose du bois - "une dépolymérisation rapide n'entraînant qu'une perte de poids limitée" -a suscité beaucoup d'intérêt, d'autant plus que ces micro-organismes se développent peu lorsque la cellulose constitue leur seule source de carbone (Highley, 1980). Selon l'une des hypothèses qu'on a avancées, le clivage de la cellulose ne serait pas dû à une action enzymatique, les champignons de la pourriture brune employant un mélange de peroxyde d'hydrogène et de fer pour attaquer physiquement la molécule (Koenigs, 1974). Ce serait en raison de cette attaque sélective que le bois atteint de pourriture brune ne change ni de poids ni de volume pendant de longues périodes. Cette caractéristique s'observe plus particulièrement sur les billots de résineux. Le bois infecté par des champignons de la pourriture blanche se décompose assez rapidement.

Les composés aromatiques (par exemple, la vanilline, l'acide férulique, etc.) qui sont libérés durant la décomposition de la lignine sont à leur tour décomposés par une étonnante variété de champignons, de bactéries (Henderson, 1960, 1963) et d'actinomycètes (Sutherland et al., 1981). Bien que la lignine synthétique soit stable en condition anaérobie (Hackett et al., 1977), on a récemment montré que les produits de décomposition qu'elle donne sont facilement décomposés dans les cultures de micro-organismes producteurs de méthane (Healy et al., 1980). En milieu naturel, il n'est pas nécessaire que les produits phénoliques qui résultent de la décomposition de la lignine apparaissent sous forme de CO_2 ou de CH_4. Bien des raisons nous portent à croire que la polymérisation oxydative de ces composés produit des substances semblables à de l'humus (Kumada et al., 1961). Ce processus est lié à l'action des laccases des champignons (Fahraeus, 1954; Law, 1959) et des phénoloxydases que produisent les streptomycètes et les bactéries (Sorensen, 1962; Kuster, 1963) et semble se produire dans des conditions défavorables ou qui ne permettent qu'une croissance limitée.

Dans bien des cas, les opérations de coupe à blanc produisent d'importantes quantités de débris ligneux, tant sur le sol que dans le sous-sol. Comme on a de plus en plus tendance à employer la biomasse, la quantité de rémanents et même de souches qui demeurent dans la forêt après l'abattage diminue. Au Canada comme aux États-Unis, on a réalisé des travaux poussés sur la décomposition des rémanents, notamment sur les micro-organismes qui l'accomplissent, leur résistance aux facteurs du milieu et leur taux d'activité; la plupart de ces études sont mentionnées dans la publication d'Aho (1974). Les travaux de Spaulding et Hansbrough (1944) méritent aussi d'être mentionnés, car ils représentent une longue recherche sur les forêts du nord-est des États-Unis. L'humidité, la température et la résistance du bois à la décomposition sont les principaux facteurs qui déterminent la décomposition des rémanents. La décomposition est retardée si le bois est

gorgé d'eau ou s'il est trop sec. Le bois écorcé, en particulier celui du pin blanc, risque de trop sécher et d'accroître les dangers d'incendie. C'est souvent le cas de petites ramilles qu'on dit "cémentées." Dans les coupes partielles, les conditions favorisent davantage la décomposition des rémanents que dans les coupes à blanc, où l'assèchement excessif et les fluctuations de la température ont des effets inhibiteurs. Spaulding et Hansbrough ont préparé une liste complète des champignons qui causent la décomposition des rémanents: il y figure certaines espèces qui provoquent la pourriture du bois de coeur et persistent dans les souches (Armillaris mellea) ou les billots défectueux (Fomes applanatus, F. pini). Comme bien d'autres chercheurs, ils estimaient que les fructifications de ces champignons sur les rémanents ne constituaient pas un danger pour les plantules ni pour les arbres implantés, dans la mesure où on avait évité de détacher de l'arbre de gros morceaux d'écorce ou de branches à l'abattage.

Selon Highley et Kirk (1979), les champignons qui colonisent les rémanents ne causent habituellement pas la pourriture du bois de coeur parce qu'ils ne peuvent se développer dans l'atmosphère pauvre en O_2 et riche en CO_2 qu'on trouve dans les arbres vivants et, dans certains cas, parce qu'ils ne résistent pas aux composés phénoliques que produit un arbre qui réagit à une blessure. A l'inverse, les champignons qui causent la pourriture du bois de coeur ne persistent pas dans les rémanents, parce qu'ils y perdent les avantages qu'ils se sont assurés en s'adaptant aux conditions qui règnent dans les arbres vivants et parce qu'ils ne supportent pas de grandes fluctuations d'humidité ou de température. Loman (1962, 1965) a fait un travail remarquable dont les résultats montrent que certains champignons, en particulier Lenzites saepiaria et Peniophora phleboides, résistent à la température élevée de la portion supérieure de la couche de rémanents, les champignons de la portion inférieure progressant parfois vers le haut lorsque le temps est plus frais. Childs (1939) a beaucoup observé la population de Lenzites saepiaria dans des rémanents de Douglas taxifolié où se produisaient des variations d'humidité. Bien que les basidiomycètes dominent les populations de micro-organismes saprophytes des rémanents, l'action des bactéries qui s'y associent élève le taux de décomposition. C'est ce qu'ont montré Blanchette et Shaw (1978) par des études en laboratoire au cours desquelles ils ont, pour l'essentiel, repris une expérience que Schmitz a réalisée en 1919.

Il existe aussi un grand nombre de publications sur la décomposition des souches. La réaction que la coupure provoque chez les cellules vivantes à la surface de la souche est un puissant mécanisme de sélection des microorganismes colonisateurs en puissance. Les études de Meredith (1959, 1960) sont des classiques dans ce domaine: elles portent sur les interactions entre Fomes annosus, un champignon pathogène qui cause la pourriture des racines, et d'autres colonisateurs des souches. F. annosus peut se propager rapidement dans la souche pour descendre jusqu'aux racines latérales périphériques d'où il infecte les racines des arbres sains situés à proximité. Si la souche est d'abord colonisée par un champignon non pathogène comme Peniophora gigantea, F. annosus ne peut se développer. L'inoculation artificielle de P. gigantea est un bon moyen de diminuer les risques d'infection par F. annosus (Rishbeth, 1963; Boyce, 1966; Ginns et Driver, 1970). On peut aussi réaliser la coupe lorsque les conditions du milieu ne sont pas propices à la sporulation ou à la croissance de ce champignon pathogène (Rishbeth, 1951; Yde-Andersen, 1962; Gooding et al., 1966). Bien que F. annosus puisse persister de nombreuses années dans les grosses souches,

il est graduellement remplacé par divers champignons terricoles communs, comme Trichoderma viride, qui pénètrent dans la souche par les racines et se propagent lentement en la remontant, à mesure que la progression de la décomposition crée des conditions d'humidité et de nutrition propices à leur développement (Meredith, 1960). Malheureusement, dans certaines forêts de conifères du nord, Armillaria mellea peut remplacer F. annosus plus tôt durant la décomposition et, en se propageant, gravement ravager les arbres des environs en y provoquant aussi la pourriture des racines (Morrison et Johnson, 1978). Dans une étude sur les plantules de conifères réalisée dans le nord de l'Ontario, Armillaria mellea était le principal organisme causant la pourriture des racines (Whitney et Myren, 1978). On a étudié une forêt de pins ponderosas dans laquelle un clone unique d'A. mellea aurait apparemment persisté et se serait propagé pendant au moins 460 ans, les opérations d'abattage déclenchant les invasions (Shaw et Roth, 1976).

Harvey et al., (1976) ont noté que le bois décomposé joue un grand rôle comme substrat dans la formation des mycorhizes ectotrophes. Ils ont aussi constaté que le bois décomposé, à cause de sa capacité de rétention de l'eau, devenait un réservoir biologique d'importance croissante durant les mois secs de l'été. Les mycorhizes ectotrophes survivent dans le bois en décomposition dans des conditions qui leur seraient fatales dans le sol minéral (Harvey et al., 1978, 1979). Cette constatation a mené les chercheurs à recommander de gérer avec prudence les rémanents ligneux produits à l'abattage, en rappelant que le sol doit conserver certaines propriétés pour que s'y développent les organismes qui favorisent la croissance des arbres (Larsen et al., 1980).

5. TRANSFORMATIONS DE L'AZOTE

On constate souvent que l'azote est un facteur limitant de la croissance des arbres. On peut voir dans bien des forêts des accumulations excessives de litière pauvre en azote, particulièrement dans les peuplements de conifères où les arbres sont tous du même âge. La plus grande partie de l'azote étant immobilisée par les micro-organismes saprophytes de la litière, il y a carence chez les plantes ligneuses qui poussent dans ces lieux. Même lorsque la décomposition de la litière n'est pas inhibée à cause d'une carence en azote, on peut stimuler la croissance des arbres en leur fournissant un supplément d'azote.

Des quantités considérables d'azote minéral peuvent être emportées dans les eaux d'infiltration après une coupe. On a fait beaucoup de travaux de recherche pour étudier ces pertes et les mécanismes par lesquels elles se produisent. Les actions microbiennes comme la minéralisation, l'immobilisation et plus particulièrement la nitrification déterminent dans une large mesure le moment et l'ampleur des pertes d'azote.

Par ailleurs les micro-organismes qui fixent l'azote, plus précisément les nitrobactéries, peuvent considérablement enrichir l'écosystème forestier. On constate que l'apport est surtout élevé lorsque les bactéries se développent en association avec les racines de plantes ligneuses pour former des nodosités caractéristiques. Ces associations symbiotiques sont avantageuses tant pour les microbes que pour la plante. Le microbe profite d'une source d'énergie fiable, le carbone fixé par photosynthèse, tout en permettant à la plante de tirer de l'atmosphère l'azote dont elle a besoin.

5.1 Minéralisation et immobilisation

La minéralisation de l'azote est la production de formes inorganiques comme l'ammonium et le nitrate à partir de composés organiques azotés. Si la transformation de la litière est régulière, la teneur en azote de la production annuelle de litière (feuilles, branches et racines) détermine la quantité qui peut être minéralisée annuellement. Toutefois, la majeure partie de l'azote organique de la litière n'est jamais minéralisée, car elle est directement incorporée à la biomasse microbienne. L'incorporation des composés organiques azotés peut même se produire dans la biomasse ligneuse sous l'action des associations mycorhiziennes (Melin et Nilsson, 1953). On ignore donc dans quelle mesure les gros volumes de litière de racines qu'ont trouvés Grier et al., (1981) sont accompagnés de la formation d'azote minéral dans le sol forestier. Il est facile d'estimer le taux de minéralisation de l'azote en laboratoire, mais on ne peut jamais être certain que les conditions sont les mêmes en milieu naturel.

On a eu recours à de nombreuses techniques pour calculer la minéralisation de l'azote dans les sols forestiers. Duchaufour (1954) ajoutait de la peptone à ses échantillons de mull acide et d'humus de mor acide; il a constaté qu'il pouvait la récupérer presque quantitativement sous forme de NH_4^+ après une incubation de 15 jours à 30°C. L'ammonisation se produisait en grande partie au cours des deux premiers jours. La quantité totale de NH_4^+ produite équivalait à peu près à la somme de l'azote ajouté et du NH_4^+ libéré dans les échantillons témoins, mais il y avait légèrement plus de NH_4^+ dans l'humus de mor. Faille (1975) a étudié l'évolution de la minéralisation de l'azote dans des forêts matures où se forment de petites clairières lorsque des arbres tombent. Il a constaté que dans des échantillons de terre non amendée incubés pendant six semaines en laboratoire, la production totale d'azote minéral était généralement égale ou supérieure à la valeur mesurée dans des caisses ouvertes placées un an en milieu naturel. La différence était surtout marquée dans le cas de l'humus de mull, la forte production de litière herbacée dans les zones de plein soleil entraînant une immobilisation nette de l'azote, du moins en hiver. Remacle (1977a) a enterré une pellicule de gélatine dans le sol de peuplement d'épinettes et de hêtres; il a estimé les pertes annuelles d'azote à 50 % et 64 % respectivement. Supposant que l'azote organique de la litière était transformé à une vitesse proportionnelle, il en a estimé le taux de minéralisation à 10 kg ha^{-1} an^{-1} et 32 kg ha^{-1} an^{-1} pour chacun des deux types de sols, soit moins du tiers des valeurs mesurées avec des échantillons incubés en laboratoire. Glavac et Koenies (1978) ont découpé dans le sol de peuplement d'épinettes et de hêtres de gros blocs de terre qu'ils ont enterrés dans un champ situé à proximité afin de "simuler" les effets d'une coupe à blanc. D'autres blocs ont également été découpés et extraits du sol, mais ils ont ensuite été remis en place. Dans la terre à épinettes en simulation de coupe à blanc la production d'azote minéral est passée de 31 à 94 kg ha^{-1} après une incubation de six semaines, tandis que dans la terre extraite du peuplement de hêtres, elle est demeurée à 35 kg ha^{-1}. Dans d'autres études, on a montré que les résultats du comptage des micro-organismes ammoniotéliques et nitrifiants n'étaient pas en corrélation avec les taux de minéralisation de l'azote mesurés en laboratoire (Ross et Bridger, 1978) et que la corrélation était faible entre la concentration d'azote dans la litière d'une part et la minéralisation et

l'assimilation de l'azote par des plantules de Douglas taxifoliés cultivés en pots d'autre part (Youngberg, 1978).

Toutes ces études présentent la même lacune: les taux mesurés ne correspondent pas nécessairement à la minéralisation de l'azote qui se produit réellement dans le sol laissé intact. Il est fort possible que les taux soient changés lorsque les racines et les mycorhizes qui s'y associent sont endommagés durant l'échantillonnage. Selon Keeney (1980), il vaudrait mieux exclure les horizons organiques pour évaluer la minéralisation nette. Il a remarqué qu'en milieu naturel, la concentration d'azote organique augmente avec le temps dans la litière, tandis que les mesures effectuées sur des échantillons incubés en laboratoire indiquent qu'il y aurait libération nette d'azote minéral. Il n'a apparemment pas fait la distinction entre le milieu naturel, où la litière s'accumule et se décompose simultanément, et le laboratoire, où il ne se produit que de la décomposition. Mentionnons toutefois que l'azote minéral n'est pas accessible à la plante s'il ne circule que depuis la litière en décomposition jusqu'à la litière en fraîche. La compétition entre les micro-organismes saprophytes des racines mycorhizées ou non et les micro-organismes saprophytes de la litière peut avoir une importance considérable.

L'incubation d'échantillons de terre avec de la litière fraîche donne un résultat prévisible: une tendance à l'immobilisation nette de l'azote, du moins au début (Fenton, 1958). Sowden et Ivarson (1959) ont observé que les concentrations d'acides aminés, de galactosamine et de glucosamine augmentent durant la phase d'immobilisation, ce qui indique qu'il y a incorporation dans les parois cellulaires microbiennes. Bernier et Roberge (1962) ont constaté que le rapport C/N ne reflète pas toujours l'immobilisation potentielle. Les mousses en décomposition minéralisent l'azote immédiatement malgré un rapport C/N initial de 35 à 59. Jones et Richards (1977) ont remarqué que la chaux favorise l'immobilisation de l'azote dans un podzol additionné d'aiguilles de pin et de NH_4^+, les populations bactériennes s'accroissant considérablement. Ces expériences en laboratoire se rapprochent beaucoup des études sur le terrain mentionnées auparavant dont les résultats indiquaient qu'en termes de valeurs absolues, l'azote s'accumule dans la litière de feuilles et de débris ligneux jusqu'à ce que sa concentration atteigne une certaine valeur critique.

L'immobilisation de l'azote ne se fait pas uniquement par des processus biologiques. De l'ammonium incorporé à de l'humus brut stérilisé peut être partiellement intégré à une fraction non hydrolysable (Nommik, 1970), surtout si le pH est augmenté. Ce processus peut entraîner la formation de complexes protéo-phénoliques, comme l'a observé Handley (1961). Des études réalisées avec des composés marqués au ^{15}N ont montré que l'azote marqué est rapidement remplacé par de l'azote non marqué, ce processus étant d'un ordre de grandeur plus élevé que celui de l'immobilisation effective (Chu et Knowles, 1966; Knowles et Chu, 1969; Von Praage et Brigode, 1973; Knowles, 1973). Il semblerait que lorsque des composés organiques azotés sont ajoutés à de l'humus, l'apparente "minéralisation rapide du NH_4^+" reflète en partie le déplacement des groupements NH_4^+ de l'humus accompagné de la fixation des composés organiques sans qu'il y ait décomposition. Jones et Richards (1978) ont noté que dans une forêt d'eucalyptus, le brûlage périodique avait pour effet d'accroître l'incorporation dans la fraction non hydrolysable du $^{15}NH_4^+$ ajouté et que l'incorporation dans la fraction hydrolysable était

supérieure dans l'humus d'une pinède non brûlée. Ils ont conclu que ces résultats indiquaient des différences entre les populations de champignons, mais des processus strictement physiques et chimiques pourraient aussi avoir une certaine influence.

Actuellement, on s'intéresse beaucoup aux processus de minéralisation et d'immobilisation en fonction de l'âge et d'autres caractéristiques des peuplements forestiers. Souvent, les premiers conifères implantés dans un terrain se développent d'abord très bien. Selon Fisher et Stone (1969), "il se produit dans la rhizosphère des conifères un processus quelconque de minéralisation ou d'extraction par lequel les arbres tirent du sol l'azote qui a résisté à l'action microbienne au cours du stade végétal précédent." A mesure que vieillit le peuplement, l'azote est progressivement immobilisé dans la matière organique qui s'accumule en surface. Il peut y avoir des variations étonnantes d'un endroit à l'autre et c'est dans les terrains au sol pauvre tels que les podzols sableux et profonds que l'accumulation est maximale (Lamb, 1975). La lenteur de la transformation de la litière dans ces sols se reflète par un taux de minéralisation réduit dans les échantillons incubés en laboratoire: on peut la relier au "taux d'extraction des éléments nutritifs des aiguilles." L'azote est transféré des vieilles aiguilles aux plus jeunes, si bien qu'il y a dans l'arbre même un cycle de l'azote indépendant. Dans les terrains à sol pauvre, ce transfert est encore plus intense, de sorte que la litière d'aiguilles fraîches est de plus en plus pauvre en éléments nutritifs (Lamb, 1975, 1976; Turner, 1977). Cette litière retient elle-même une plus forte proportion de l'azote total disponible du sol. La productivité de la seconde génération de pins décline de façon notable dans ces terrains. Ce cycle "fermé" d'éléments nutritifs propre aux terrains à sol pauvre se caractérise par une forte rétention de l'azote atmosphérique et par des moyens spéciaux permettant de tirer des éléments nutritifs de sources "irréductibles," c'est-à-dire une grande abondance de mycorhizes (Miller et al., 1979). Gosz (1981) a très bien résumé les diverses opinions sur cette question.

5.2 Nitrification

La nitrification autotrophe dans les sols forestiers a suscité un intérêt démesuré, essentiellement parce qu'on a constaté qu'il peut se produire d'importantes pertes de nitrate après la coupe à blanc d'une forêt dans certaines conditions. Les micro-organismes qui opèrent la nitrification regroupent entre autres plusieurs genres de bactéries chimioautotrophes tirant leur énergie de l'oxydation de l'ammonium en nitrite (par exemple, Nitrosospira, Nitrosomonas), ou du nitrite en nitrate (par exemple, Nitrobacter)et obtenant le carbone dont ils ont besoin du CO_2 atmosphérique (Belser, 1979). Ils ne dépendent donc pas de la litière forestière pour combler leurs besoins en énergie ou en carbone. On sait depuis longtemps que la nitrification est très limitée dans les forêts de conifères. Gray et Taylor (1935) n'ont trouvé aucun signe de production de nitrate dans les horizons A du sol d'une forêt d'épinettes, et la production limitée qu'ils ont mesurée dans l'horizon B reflétait une baisse de la concentration de "substances inhibitrices" en surface. Rice (1964) et Rice et Pancholy (1972) se sont vivement intéressés à ces substances inhibitrices; selon eux, la nitrification serait généralement inhibée dans les écosystèmes matures pour éviter les pertes par lessivage de NO_3^-. Toutefois, bon nombre de forêts matures sont colonisées par des populations nitrifiantes (par exemple, Ellis, 1974) et

les arbres d'un même forêt exercent une action inhibitrice à différents degrés (Lodhi, 1978). Dans les sols tropicaux acides pauvres en éléments nutritifs, la nitrification est fortement inhibée, même lorsque les racines des arbres sont coupées (Jordan et al., 1979); par contre dans la forêt équatoriale, milieu plus productif, la nitrification peut graduellement augmenter au cours du développement d'un peuplement (Lamb, 1980). Robertson (1982) a récemment fait la revue des publications traitant de la nitrification dans les écosystèmes forestiers.

Les travaux de recherche réalisés au Canada par Chase et Gray (1957), Chase, Corke et Robinson (1967) et Corke (1958) ont montré que l'incorporation de calcaire dans le sol acide d'un peuplement de seconde génération de hêtres et d'érables pouvait induire la nitrification ainsi que l'accroissement des populations de bactéries autotrophes nitrifiantes. L'addition de phosphate favorisait encore davantage la prolifération et l'activité de ces micro-organismes. Il est impossible de déterminer un pH en-deçà duquel il n'y a pas de nitrification. Ce facteur semble varier d'un sol à l'autre. Bollen et Wright (1961) ont mesuré une forte production de nitrate dans les horizons L et F_1 d'une forêt vierge d'épinettes de Sitka où le pH était pourtant de 5,11. Dans des peuplements de jeunes aulnes rouges et de pins ponderosas, la concentration de nitrate dans le sol, élevée au début, a baissé à zéro en cours d'incubation. Même dans des peuplements d'aulnes où le sol est assez acide, la nitrification est parfois assez intense (Bollen et Lu, 1968). On pense qu'il n'y a pas de nitrification dans les sols de la Floride à cause de l'action combinée de plusieurs facteurs: en effet, ces sols sont pauvres en éléments nutritifs, mal aérés et leur pH est bas (Pritchett et al., 1959). Webber et Gainey (1962) ont décelé des signes de nitrification dans le sol de certaines plaines alluviales où le pH était de 4,0. Ils ont remarqué que les organismes nitrifiants isolés de ces sols étaient inactifs en culture liquide de pH inférieur à 6,0. Sarathchandra (1978) a constaté que le pH ne devrait pas baisser en bas de 4,3 pour qu'il y ait nitrification dans son appareil de perfusion, tandis que Walker et Wickramsinghe (1979) ont noté que les bactéries oxydant l'ammonium étaient communes dans les sols de pH se situant entre 4,0 et 4,5. Rennie et Schmidt (1977) ont comparé les résultats de comptages des anticorps fluorescents (AF) et du nombre le plus probable (NPP) qu'ils ont obtenu dans une expérience consistant à inoculer Nitrobacter winogradskyi dans 5 types de sols de pH variant entre 4,7 et 7,2. Les résultats des comptages des AF étaient tous similaires (10^5 - 10^6 g^{-1}), mais le NPP était de beaucoup inférieur (10^1 - 10^2 g^{-1}) dans le sol dont le pH était de 4,7 par rapport aux autres échantillons. En moyenne, le NPP était inférieur par un facteur de 100 aux résultats des comptages des AF dans les sols neutres. L'augmentation des populations, mesurée au moyen des deux méthodes, était semblable, ce qui indique qu'avec la technique du NPP, on ne mesure qu'une petite fraction des bactéries nitrifiantes présentes dans les sols acides.

L'expérience de Hubbard Brook peut être considérée comme une étude de la nitrification en milieu naturel. Pour la réaliser, on a abattu durant l'hiver les arbres d'une forêt de hêtres et d'érables de 15,6 ha; les rémanents, étalés pour former une couche de moins de 1,5 m d'épaisseur, sont restés sur place. Au mois de juin suivant, on a fait un traitement à l'herbicide pour empêcher la végétation de repousser. Dans le cours d'eau irriguant le terrain, la concentration d'azote sous forme de nitrate a commencé à s'élever avant l'application de l'herbicide pour finalement culminer à 50 mg l^{-1}. On a expliqué la valeur relativement élevée de la perte nette d'azote

(52,8 kg ha^{-1} an^{-1}) essentiellement par le fait que "les éléments nutritifs n'étaient plus assimilés par des plantes," en n'attribuant qu'un rôle secondaire à l'accroissement de la minéralisation (réchauffement) et à "l'arrêt de l'inhibition" de la nitrification (Bormann et al., 1968). Les populations de Nitrosomonas et de Nitrobacter ont augmenté respectivement par un facteur de 18 et de 34 dans la zone où les arbres ont été coupés par comparaison aux terres irriguées témoins (Smith et al., 1968).

La concentration de nitrate et les populations d'organismes nitrifiants ne sont certainement pas élevées dans toutes les coupes à blanc. Vitousek et Melillo (1979) ont fait la synthèse d'un certain nombre d'études mettant en évidence des pertes de nitrate dans des bassins d'irrigation dont les bois avaient été coupés à blanc. Ils ont remarqué que le déséquilibre entre la minéralisation de l'azote et son assimilation par la végétation est habituellement temporaire et que la minéralisation annuelle dépasse toujours considérablement, c'est-à-dire par au moins un facteur de 40, la perte annuelle d'azote. Vitousek et al. (1979) ont étudié de petites parcelles de terrain forestier où ils ont aménagé des tranchées pour stopper l'assimilation de l'azote par les plantes. Ils ont installé des lysimètres pour connaître la quantité de NH_4^+ et de NO_3^- emportée dans les eaux d'infiltration. Dans les pinèdes aux États-Unis, il s'écoule généralement un certain temps avant qu'il y ait production de NH_4^+, ce délai étant encore plus long dans le cas du NO_3^-. Dans les chênaies, la production de NH_4^+ est immédiate. On a avancé diverses hypothèses pour expliquer ces constatations, notamment que les populations d'organismes nitrifiants se développeraient très lentement ou que les saprophytes et les nitrifiants se concurrenceraient pour un élément limitant leur développement, par exemple le phosphore.

Johnson et Edwards (1979) ont pratiqué des annélations sur le tronc de tulipiers de Virginie, puis les ont laissés sur pied; ils cherchaient eux aussi à stopper l'assimilation des éléments nutritifs par les plantes tout en perturbant le sol le moins possible. Dans la parcelle où les arbres avaient été traités les pertes de nitrate étaient de 25,4 kg ha^{-1} an^{-1}, tandis qu'elles n'étaient de 0,15 kg ha^{-1} an^{-1} dans la parcelle témoin. En laboratoire, l'addition de saccharose stimulait la production de CO_2 tout en diminuant la minéralisation de l'azote et la nitrification. Ils ont conclu que l'azote est un facteur limitant et que les besoins en NH_4^+ des organismes hétérotrophes ont un effet régulateur sur les populations de nitrifiants. Toutefois, comme on l'a mentionné auparavant, il y a d'autres interprétations possibles, notamment que le facteur limitant soit le carbone ou un autre élément minéral. Ils ont noté un fait intéressant, à savoir que la production de feuilles et la photosynthèse demeurent normales pendant au moins deux ans après l'annélation. Il semble que grâce à la circulation interne du carbone et d'autres éléments, les tissus des parties aériennes de la plante puissent demeurer relativement autonomes du point de vue nutritif. De même, ils ont constaté qu'en deux ans la biomasse des petites racines avait diminué dans une proportion étonnamment faible, ce qui indique que les plantes se font d'importantes réserves de matières nutritives et énergétiques dans le sol. Il semble que les mécanismes de transport interne soient l'un des aspects du cycle des éléments nutritifs en forêt qu'on a négligé d'étudier. Il peut très bien y avoir une remontée considérable d'énergie et d'éléments nutritifs emmagasinés dans les tissus des racines au printemps, ainsi qu'un mouvement inverse au terme duquel les substances sont réabsorbées avant la tombée des feuilles en automne. Les effets de ces déplacements pourraient se

traduire dans le sol par des variations saisonnières de l'assimilation et de l'exsudation d'éléments nutritifs par les racines, de sorte qu'ils influeraient par là sur les populations hétérotrophes.

Outre les bactéries nitrifiantes autotrophes, d'autres groupes peuvent produire des nitrites et des nitrates dans le sol. On a montré que les bactéries qui oxydent le méthane produisent des quantités variables de nitrites à partir de l'ammonium. Selon Romanovskaya et al. (1977), on pourrait exploiter cette réaction au lieu de l'oxydation du méthane pour produire de l'énergie, mais les résultats d'autres études (Dalton, 1977; O'Neill et Wilkinson, 1977) ne corroborent pas cette interprétation, la production de nitrite étant relativement négligeable. Verstraete (1981) a fait la revue de ces études.

La nitrification hétérotrophe qu'accomplit Aspergillus flavus est par contre un phénomène reconnu. Schmidt (1954) a isolé une souche nitrifiante d'A. flavus; il a montré par la suite que 16 parmi 18 cultures de champignons nitrifiants (sur les 978 isolats du début de son expérience) faisaient partie de cette espèce. La nitrification est un processus très différent selon qu'il est hétérotrophe ou autotrophe. Ainsi, dans le processus de nitrification hétérotrophe, le NO_3^- n'est produit qu'une fois que les micro-organismes ont cessé de se développer. Des composés azotés organiques comme l'asparate font partie des réactifs. La nitrification n'est pas très efficace; la réaction d'ammonisation qui l'accompagne est 10 fois plus productive. La respiration, de type cytochromique, devient flavoprotéique, ce qui indique que la nitrification est une source énergétique pour le mycélium en dormance (Van Gool et Schmidt, 1975). On a détecté un effet de nitrification hétérotrophe mesurable dans des sols neutres (Odu et Adeoye, 1970). Remacle (1977b) a constaté que la production de nitrate d'un Penicillium sp. dans une culture au contenu pauvre en éléments nutritifs est détectable à un pH de 5,1 et qu'elle augmente lorsque le milieu est plus alcalin. La production d'une faible concentration de nitrate dans les sols forestiers acides où l'on ne détecte aucun effet de nitrification autotrophe pourrait peut-être s'expliquer par la nitrification de champignons hétérotrophes.

5.3 Dénitrification

La dénitrification est définie comme étant la production de N_2 et d'oxydes d'azote gazeux à partir de nitrate (NO_3^-) ou de nitrite (NO_2^-). Ce processus peut être biologique ou non. La dénitrification non biologique, qui nécessite une concentration élevée de NO_2^- et un faible pH, est généralement négligeable (Wollum et Davey, 1975). C'est principlement par suite de réactions biologiques que le N_2 retourne dans l'atmosphère c'est-à-dire que le cycle de l'azote est bouclé.

Bien des micro-organismes communs sont capables d'opérer la dénitrification biologique: en effet, ils emploient alors du NO_3^- au lieu d'O_2 comme accepteur d'électron terminal dans la respiration produisant surtout de l'oxyde nitreux (N_2O) et de l'azote (N_2). Comme ce processus entraîne dans le sol une perte permanente d'azote assimilable, il influe considérablement sur la fertilité de ce dernier. A cet appauvrissement s'ajoute le problème de l'accumulation de N_2O dans l'atmosphère; ce composé entre dans certaines réactions qui abaissent la concentration d'ozone dans la stratosphère (Crutzen, 1970, 1976). Knowles (1981, 1982) a récemment fait la

revue de publications consacrées à la dénitrification. Dans les sols organiques quasi-neutres chauds et pauvres en oxygène, la dénitrification est généralement rapide. Dans les sols arables apparemment bien "aérés," on pense que la dénitrification se produit dans des micro-milieux anaérobies (Wollum et Davey, 1975).

On ne connaît à peu près rien de la dénitrification en milieu forestier. Comme les transformations de l'azote sont des processus dynamiques, il peut être dangereux de conclure que la dénitrification est négligeable dans les sols forestiers simplement parce que la concentration de nitrate y est faible. Overrein (1969) a détecté du $^{15}N_2$ en traces dans des parcelles où il avait incorporé de l'urée marquée au ^{15}N, ce qui montre que la dénitrification peut s'opérer, du moins dans une faible mesure, dans des sols forestiers acides. Selon Keeney (1980), bien que les sols forestiers contenant des quantités relativement élevées de matières organiques solubles soient fort propices à la dénitrification, ce processus ne peut s'accomplir en l'absence de nitrate; en outre, la nitrification est normalement faible dans les terrains non amendés. Dans certaines forêts, la concentration accrue de nitrate dans le sol résultant de l'accroissement de la nitrification et de l'humidité (facteur favorisant l'anaérobiose) à la suite d'une coupe à blanc, peut accélérer la dénitrification (Vitousek, 1981). Les modifications physiques et biologiques qu'entraînent dans le milieu forestier certaines opérations comme le brûlage des rémanents et l'application de produits chimiques (engrais, herbicides, etc.) pourraient influer sur la dénitrification et, par conséquent, sur les pertes d'azote. Il faudrait de toute évidence pousser davantage la recherche sur la dénitrification en milieu forestier pour compléter nos connaissances sur ce sujet et mettre au point de meilleures techniques de gestion.

5.4 Fixation de l'azote

L'intérêt que suscite la fixation biologique de l'azote en milieu forestier s'est énormément accru ces dernières années. A notre époque de gestion forestière intensive, l'accélération de la fixation de l'azote non seulement comporte un intérêt du point de vue économique, mais constitue aussi un processus énergétiquement rentable et écologiquement inoffensif. Nous recommandons l'article de Fortin et Carlisle (1982) aux lecteurs intéressés à connaître de façon plus détaillée les possibilités et conséquences de la fixation de l'azote ainsi que d'autres formes de symbioses radiculaires en milieu forestier.

Dans les forêts, l'azote est fixé par des micro-organismes libres ou en symbiose avec des plantes supérieures. La part des micro-organismes libres est généralement réduite; elle varie entre 1 et 5 kg ha^{-1} an^{-1} (Wollum et Davey, 1975), mais dans certaines conditions elle peut atteindre de 10 à 50 kg ha^{-1} an^{-1} dans les forêts tempérées (Jurgensen et Davey, 1971; Richards, 1973). Par contre, la fixation de l'azote par les organismes symbiotiques peut atteindre jusqu'à 300 kg ha^{-1} an^{-1} (Fortin et al., 1979). Le tableau 1 permet de comparer le taux de fixation de l'azote en milieu naturel mesuré pour des organismes vivant en symbiose avec des légumineuses et d'autres types de plantes.

5.4.1 Fixation de l'azote par les organismes libres

Les bactéries libres capables de fixer l'azote peuvent être aérobies ou anaérobies ou encore anaérobies facultatives. Dans les sols forestiers

Tableau 1. Taux de fixation de l'azote mesurés en milieu naturel chez des plantes légumineuses et autres*

LÉGUMINEUSES (*Rhizobium* symbiote)	Taux de fixation de l'azote (kg $ha^{-1}an^{-1}$)	Source
Glycine max (Soja)	57 - 94	Burns et Hardy dans Fortin et al., 1979
Apios americana (Apios d'Amérique)	47 - 91	"
Pisum spp. (Petits pois)	85	"
Lens esculenta (Lentilles)	85	"
Vicia spp. (Vesces)	85	"
Trifolium spp. (Trèfles)	105 - 160	"
Medicago sativa (Luzerne)	128 - 300	"
Lupinus spp.	150	"
Acacia spp.	270	"
NON-LÉGUMINEUSES (*Frankia* symbiote)		
Alnus rubra	100 - 300	Fortin et al., 1979
A. crispa	62 - 157	"
A. rugosa	79 - 150	"
A. incana	50	"
A. glutinosa	12 - 30	"
Casuarina spp.	50 - 200	Haines et DeBell, 1979
Ceanothus spp.	60	"
Coriaria spp.	90 - 20	Fortin et al., 1979
Elaeagnus spp.	2 - 15	Haines et DeBell, 1979
Hyppophae spp.	80 - 197	"
Myrica spp.	9 - 15	"

*Préparé par Fortin et Carlisle (1982).

acides, il n'y a généralement pas de fixateurs d'azote anaérobies comme les Azotobacter et Beijerinckia (Chang et Knowles, 1965; Jurgensen et Davey, 1971). Les Azotobacter spp., peu résistants à l'acidité, se retrouvent rarement dans les sols dont le pH est inférieur à 6. Au Québec on trouve ces micro-organismes par endroits, mais seulement dans des sols de pH supérieur à 6,5 (Brouzes et al., 1969). Par contre, les Beijerinckia spp. résistent mieux à l'acidité; le pH optimum se situe entre 4 et 5 pour ces espèces. Bien que les Beijerinckia spp. se rencontrent surtout dans les régions tropicales, on peut trouver de petites populations dans les sols des régions tempérées et boréales (Jurgensen et Davey, 1971).

Les bactéries anaérobies fixatrices de l'azote sont toujours des Clostridium spp. On dit que ces micro-organismes des régions tropicales et tempérées résistent à l'acidité parce qu'ils produisent des endospores (Jurgensen et Davey, 1970). L'anaérobie favorise généralement la fixation de l'azote. Rice et al. (1967) ont montré que le taux de fixation pouvait être maximum là où règnent simultanément des conditions aérobies et anaérobies. Jorgensen et Wells (1971) ont constaté que le terrain détrempé ne déclenchait pas la fixation de l'azote dans les échantillons inactifs, mais qu'il stimulait souvent cette activité dans les échantillons actifs. L'addition de litière forestière semblait parfois accroître le taux de fixation dans les sols forestiers détrempés qu'ont étudiés Brouzes et al. (1969); par contre, ces apports de carbone organique avaient généralement pour effet de réduire le taux de fixation en incubation aérobie.

Jurgensen et Davey (1971) ont constaté que Bacillus polymyxa était l'espèce fixatrice d'azote le plus souvent isolée d'un certain nombre de sols forestiers. Chang et Knowles (1965) ont noté que la fixation de l'azote en incubation anaérobie était en corrélation significative avec le nombre de bactéries "aérobies"; ils ont conclu que cet effet était plutôt dû à des anaérobies facultatifs comme Bacillus spp. plutôt qu'à Clostridium. On a souvent isolé ces Bacillus spp. de sols acides.

Les bactéries des genres Enterobacter, Klebsiella, Pseudomonas, Achromobacter, Spirillum et Micrococcus peuvent également fixer l'azote (Fortin et al., 1979).

Certaines algues bleu vert associées à des plantes fixent également l'azote. Par exemple, on a constaté que les Nostoc spp. s'associaient à certaines bryophytes, à des hépatiques comme Blasia spp. et Lavicularia spp. et avec les mousses Hapalosiphon spp. Anabaena et Nostoc s'associent de la même façon avec des gymnospermes (Stewart, 1970; Burns et Hardy, 1975) ainsi qu'avec les fougères Azollae (Peters et al., 1976).

Les lichens sont des organismes symbiotiques fixateurs d'azote d'un genre spécial. Ils sont constitués d'un champignon en association avec une algue bleue (cyanobacterium). Parmi ceux qui fixent l'azote, mentionnons Collema granosum, Leptogium lichenoides, Peltigera practextata, P. polydactyla, P. pruinosa, Collema pulposum et Stereocaulon spp. La cyanobactérie qui s'y associe est une espèce du genre Nostoc. Les lichens Lichina pygmaea et L. confinis associés à des Calothrix spp. peuvent également fixer l'azote (Stewart, 1970).

Pour estimer de façon valable la fixation de l'azote réalisée par les organismes libres, il faut étudier un certain nombre d'endroits où ceux-ci sont susceptibles de fixer l'azote. On a signalé que l'azote était fixé en quantité mesurable dans le couvert de peuplements de Douglas taxifoliés (Jones et al., 1974) et dans la rhizosphère de conifères en Nouvelle-Zélande (Silvester et Bennet, 1972); les taux mesurés étaient cependant inférieurs à 1 kg ha^{-1} an^{-1}. Todd et al. (1978) ont mesuré la fixation de l'azote dans divers micro-milieux particuliers d'une forêt de feuillus du sud des Etats-Unis; ils ont notamment étudié les feuilles, le tronc et les racines des arbres, la litière, les billots en décomposition, les horizons organiques et la couche minérale du sol. Ils ont constaté que la fixation, maximum dans le sol minéral et dans les billots en décomposition, atteignait au total 12,5 kg ha^{-1} an^{-1}. Jorgenson (1975) a mesuré un taux de fixation atteignant jusqu'à 10 kg de N ha^{-1} an^{-1} dans des marécages du sud, mais dans des forêts de feuillus du nord (Tjepkema, 1979; Roskoski, 1980), les taux mesurés étaient beaucoup plus faibles, leur valeur étant de 2 kg ha^{-1} an^{-1} ou moins.

On a déjà fait état de données indiquant que la fixation de l'azote peut jouer un rôle important dans la décomposition du bois. En forêt, les billots en décomposition persistent souvent longtemps sous forme de substrat organique reconnaissable et semblent avoir un effet significatif sur la régularisation de la concentration de matière organique dans le sol (McFee et Stone, 1966). Il s'ensuit donc que l'azote fixé peu à peu pendant le cycle forestier représente une proportion importante de l'apport total net d'azote. Cornaby et Waide (1973) ont estimé que la fixation dans des billots de châtaignier en décomposition représentait 1,774 kg de N $ha^{-1} \cdot an^{-1}$ sur le total estimé pour l'ensemble d'un bassin hydrographique, soit un apport représentant environ 4,1 % du total de l'azote contenu dans les billots. Larsen et al. (1978) ont indiqué que le taux de fixation de l'azote était un peu plus élevé dans les billots atteints de pourriture brune que dans ceux atteints de pourriture blanche qui persistent moins longtemps. Ils ont estimé que 0,735 kg de N ha^{-1} an^{-1} y était fixé. Roskovski (1980) a mesuré des taux semblables dans le nord-est des États-Unis; elle a constaté que les billots en décomposition étaient les seuls substrats ou l'azote était fixé en quantité significative dans la forêt qu'elle a étudiée. La litière ligneuse est importante parce qu'elle peut retenir des quantités considérables d'eau et qu'il peut s'y former des micro-milieux anaérobies, même durant les périodes relativement sèches (Larsen et al., 1978).

5.4.2 Fixation de l'azote par les organismes symbiotiques

Chez certains micro-organismes formant des nodosités sur les racines des plantes auxquelles ils s'associent, le taux de fixation de l'azote est très élevé par rapport aux valeurs mesurées chez les organismes libres. Ces micro-organismes fixateurs d'azote et vivant en symbiose avec les plantes supérieures appartiennent à deux groupes différents. Les Rhizobia spp. s'associent à de nombreuses légumineuses. Du point de vue commercial, ces associations offrent de grandes possibilités en agriculture. Toutefois, les légumineuses arborescentes sont plus répandues dans les forêts tropicales que dans les forêts tempérées. Youngberg et Wollum II (1968) ont remarqué que sur les 33 espèces (17 genres) qu'on trouve en Amérique du Nord, seules 6 (5 genres) offrent certaines possibilités du point de vue commercial. Bon nombre poussent dans les régions arides et semi-arides du sud-ouest des Etats-Unis qui s'étendent jusqu'au Mexique. On pense que les symbioses associant des

légumineuses avec Rhizobium, très répandues dans les régions tropicales, résultent d'une adaptation suscitée par la forte concurrence pour l'azote assimilable qu'il y a dans de nombreux types de sols sous ces latitudes. En Amérique du Nord, l'acacia blanc (Robinia pseudoacacia), une légumineuse arborescente, est une plante pionnière d'importance dans les peuplements secondaires appalachiens.

L'autre micro-organisme fixateur de l'azote qui produit des nodosités est un actinomycète du genre Frankia (Becking, 1970). Les Frankia spp. s'associent à des plantes non légumineuses. Plusieurs scientifiques, notamment Allen et Allen (1965), Bond (1963, 1967), et Youngberg et Wollum II (1968), se sont intéressés à la fixation de l'azote par des micro-organismes en symbiose avec des plantes non légumineuses. On connaît plus de 100 espèces de plantes non légumineuses à nodosités; elles sont réparties en 15 genres différents. Une bonne partie sont très répandues dans les forêts et chaînes montagneuses de l'Amérique du Nord. Un certain nombre figurent sur la liste de Burns et Hardy (1975) présentée au tableau 2. Les unes font partie de la végétation de climax, les autres sont des plantes pionnières qui s'implantent dans les terrains qui ont été perturbés ou dans les sols de formation récente comme les dépôts de cendres volcaniques, le still glaciaire et les dunes (Youngberg et Wollum II, 1968).

Certaines espèces de Ceanothus et de Purshia dominent la végétation de strate inférieure dans les peuplements ouverts de pins ponderosas dans le nord-ouest, mais cette place revient à Shepherdia dans des conditions similaires dans les Rocheuses. Bien des espèces d'Alnus dominent sur les berges des cours d'eau; bon nombre de Ceanothus sont aussi de bonnes plantes pionnières qui s'implantent dans les terrains qui ont été perturbés. Les Myrica, Dryas, et Alnus sont des plantes pionnières qu'on trouve communément sur les terrains sableux des forêts de conifères du nord qui ont été perturbés

Tableau 2. Plantes angiospermes non-légumineuses colonisées par des fixateurs d'azote

Ordre	Famille	Genre	Espèces à nodosités connues/total des espèces
Coriales	Coriariacées	Coriaria	12 / 15
Myricales	Myricacées	Myrica	11 / 35
		Comptonia	
Fagales	Bétulacées	Alnus	25 / 35
Casuarinales	Casuarinacées	Casuarina	14 / 45
	Eléagnacées	Elaeagnus	9 / 45
		Hippophae	1 / 1
		Shepherdia	2 / 3
Rhamnales	Rhamnacées	Ceanothus	30 / 55
		Discaria	1 / 10
Ericales	Ericacées	Arctostaphylos	1 / 40
Rosales	Rosacées	Dryas	1 / 4
		Purshia	2 / 2
		Cercocarpus	1 / 20

Tiré de Burns et Hardy, 1975.

par un incendie ou quelque autre facteur. L'aulne rouge produit des peuplements pratiquement purs après les coupes ou le brûlage dans la région du nord-ouest du Pacifique.

Nous connaissons mal la biologie et l'écologie de Frankia. Ces lacunes sont en partie dues aux difficultés que présentait par le passé la préparation de cultures pures de ce micro-organisme. Baker et Torrey (1979) notent qu'on a tenté quelque 40 fois d'isoler Frankia avant que Callahan et al. (1978) ne réussissent à obtenir une culture pure par une méthode mettant en jeu des enzymes. Quatre autres méthodes permettent de produire des cultures pures de Frankia: la centrifugation d'un gradient de densité de saccharose (Baker et al., 1979), une technique de dilution en série (Lalonde, 1979), l'incubation sélective (Quispel et Burggraaf, 1981) et le traitement au tétroxyde osmique OsO_4 (Lalonde et al., 1981). Lalonde et ses collaborateurs ont obtenu plus de 200 isolats au moyen de cette dernière technique (communication personnelle). Tous les isolats se sont avérés infectieux, produisant des nodosités 6 à 10 jours après l'inoculation. On a également signalé d'autres tentatives d'inoculations fructueuses (par exemple, Houwers et Akkermans, 1981).

Il semble que la productivité de Frankia et la formation des nodosités soient très stimulées dans les sols naturellement riches en matière organique ou enrichis par l'addition d'un substrat comme le fumier. Il n'y a pas de fixation d'azote lorsque Frankia est au stade mycélien; le début du processus de fixation coïncide avec la formation de vésicules dans les racines (Mian et Bond, 1978). En milieu naturel, on a constaté que l'urée inhibe la formation des nodosités, tandis que l'addition d'une quantité modérée de nitrate (de 15 à 30 ppm) a un effet stimulant (Zavitkovski et Newton, 1968). Le sol des peuplements d'aulnes se caractérise par une nitrification intense en dépit de son acidité; il faut souligner que l'humidité favorise beaucoup la fixation de l'azote (Wollum et Davey, 1978).

La plantation d'arbres s'associant à des fixateurs de l'azote en vue d'améliorer la productivité des forêts offre d'immenses possibilités, en particulier dans les cas où les techniques de coupe ont été conçues de façon que le sol conserve la matière organique qu'il contient ainsi que sa capacité de rétention d'eau. On emploie actuellement des plantes actinorhiziennes pour repeupler des terrains perturbés, aménager des écrans de végétation et dans les plantations intercalaires. Certains scientifiques se sont intéressés à l'emploi d'espèces fixatrices comme source d'azote (McIntyre et Jeffries, 1932; Finn, 1953; Red'ko, 1958; Tarrant, 1961; Dale, 1962; DeBell et Radwan, 1979; Hansen et Dawson, 1982; Fortin et Carlisle, 1982). On a souvent estimé l'apport d'azote dans des peuplements d'aulnes purs et mixtes; Binkley (1981) a fait la synthèse des résultats de ces études. Bref, l'emploi de symbioses fixatrices de l'azote comporte, du point de vue de la foresterie, d'autres avantages que l'accroissement de l'apport d'azote. Par l'exploitation judicieuse de ces associations, on peut aussi élever la concentration de matière organique dans le sol, effet bénéfique exerçant une influence positive sur d'autres propriétés importantes comme la capacité d'échanges ioniques, la capacité de rétention d'eau, l'activité microbienne et le pouvoir tampon. On pourrait ainsi améliorer la productivité et le rendement d'un terrain.

6. EFFETS DES MESURES DE GESTION

On peut directement modifier la microflore du sol forestier en y introduisant des mycorhizes ou des actinomycètes fixateurs de l'azote, habituellement en même temps que les espèces d'arbres qui servent d'hôtes à ces micro-organismes. Pratiquement toute mesure de gestion forestière produit un effet indirect. Etant donné le cadre du présent rapport, nous ne pourrons ici qu'indiquer certains des champs d'intérêt actuel et suggérer des ouvrages aux lecteurs qui souhaitent se renseigner davantage.

6.1 Coupe

La coupe des arbres peut considérablement appauvrir un sol ainsi qu'on l'a constaté lors de l'étude de Hubbard Brook (voir la partie consacrée à la nitrification). Le nitrate produit par les nitrobactéries autotrophes est un anion mobile. Les pertes d'azote sous forme de nitrate s'accompagnent de pertes de cations.

Vitousek et Mellillo (1979) ont fait la synthèse des connaissances actuelles sur le cycle de l'azote dans les écosystèmes forestiers perturbés. Ils ont considéré plusieurs facteurs pouvant accentuer l'accumulation de l'azote sous forme minérale après une coupe: réchauffement du sol, humidité excessive et blocage de l'action inhibitrice qu'exercent les mycorhizes sur la décomposition de la litière comme l'ont montré Gadgil et Gadgil (1978). L'azote minéral est toutefois retenu à cause d'autres facteurs, notamment la reprise rapide de la végétation (y compris la production de rejets dans le cas de certains feuillus) et l'immobilisation microbienne dans les rémanents en décompositon. Sous l'effet de la coupe, la tendance à l'immobilisation est renversée et il y a alors minéralisation nette; l'importance de "l'excès de minéralisation" peut cependant varier considérablement selon l'emplacement. Même s'il y a un excès d'azote sous forme de NH_4^+-N, la nitrification ne s'ensuit pas nécessairement. Les populations de micro-organismes nitrifiants peuvent être réduites ou leur action peut être inhibée à cause d'une carence en un autre élément nutritif, par exemple le phosphore. La régénération rapide du terrain de coupe est le meilleur moyen de minimiser les pertes d'azote.

Fait étonnant, on a peu étudié les effets de la coupe à blanc sur les populations microbiennes et la biomasse bien que cette technique soit très employée. Deux études scandinaves ont été réalisées dans des emplacements où la régénération n'a pas réussi. Baath (1980) a mesuré la variation de la biomasse totale des champignons (analyse sur pellicule de gélose) et de la quantité d'hyphes "réagissants" au diacétate de fluorescéine après la coupe à blanc d'un peuplement de pins sylvestres de 120 ans en Suède. Il a retiré les rémanents de certaines parcelles et en a doublé la quantité dans d'autres. Le total des champignons de même que la quantité d'hyphes mycéliens "réagissants" ont tous deux diminué, même lorsqu'il y avait des rémanents. En trois ans, la longueur totale de la biomasse mycélienne est passée de 15 000, 1150 et 750 m g^{-1} à 9000, 800 et 400 m g^{-1} dans les horizons F et H, A et B, respectivement. Dans un terrain situé à proximité et coupé à blanc 9 ans plus tôt, ces valeurs étaient de 165, 12,5 et 2,5 m g^{-1}, pour les mêmes horizons. Il y a plusieurs façons d'expliquer ces baisses rapides. Une couche épaisse de lichens et de mousse a vite fait d'immobiliser les éléments nutritifs lessivés en plus d'empêcher les champignons du sol de se propager dans les

rémanents. La coupe a supprimé la production de racines, principale source de débris dans la forêt intacte. La disparition des mycorhizes explique en grande partie la diminution de la biomasse de champignons. La production de fructifications a cessé. On a remarqué que les couches F et H se sont rapidement asséchées, mais ce changement ne peut expliquer la diminution de la masse mycélienne dans la couche minérale sous-jacente.

À l'inverse, on a constaté que dans le sol d'une forêt d'épinettes, le nombre de bactéries passait de $1,32 \times 10^6$ g^{-1} dans un peuplement intact, à une valeur maximum de $3,99 \times 10^6$ g^{-1} dans un terrain dont les arbres avaient été abattus sept ans plus tôt (Sundman et al., 1978). Dans un terrain coupé à blanc 13 ans auparavant, le nombre de bactéries avait diminué à $1,72 \times 10^6$ g^{-1}. La perte de poids observée dans des bandes de cellulose incubées en milieu naturel dans des sacs de litière ainsi que la respiration du sol, menée en laboratoire au moyen d'un analyseur à gaz à infrarouge, ont présenté des tendances parallèles. La production de CO_2 dans la coupe à blanc de 13 ans était inférieure à celle du terrain témoin. L'analyse de la variance des données exprimées en valeurs logarithmiques a montré que les différences étaient significatives. On a pensé que l'augmentation initiale de l'activité était due à la décomposition des racines mortes et des rémanents. Cette augmentation a ensuite été suivie d'une baisse jusqu'à des niveaux normaux ou en dessous, "témoignant de l'appauvrissement du sol qu'a entraîné la disparition de la couverture végétale originale." Les isolats bactériens, caractérisés au moyen de 36 tests physiologiques, variaient de façon significative dans le terrain coupé à blanc sept ans auparavant, en particulier dans les horizons minéraux (Niemela et Sundman, 1977). Le nombre de micro-organismes lipolytiques et caséolytiques augmentait, tandis que diminuait celui des formes résistantes à l'acidité; 13 ans après la coupe, on a cependant observé une certaine tendance vers la reconstruction d'une flore semblable à celle du terrain témoin. Il semble que l'interruption de l'activité radiculaire a eu un effet plus marqué sur la microflore que la disparition de la litière de feuilles. On a conclu que "si les populations bactériennes qui colonisent le sol des forêts de conifères en condition normale jouent un rôle dans l'implantation des plantules...alors, le reboisement après une coupe à blanc peut prendre 10 ans, même plus, lorsque les conditions sont défavorables".

Il semble que la déforestation entraîne une régression au terme de laquelle le sol forestier devient semblable à un sol agricole. Les bactéries de décomposition ont tendance à supplanter les champignons. La décomposition ne se fait plus dans les horizons organiques, mais plutôt dans le sol minéral, car les éléments nutritifs et les composés carbonés solubles sont emportés dans les eaux d'infiltration. À la surface, les conditions deviennent moins propices à l'activité microbienne, l'humidité et la température variant trop fortement. Les petites racines aussi se font relativement plus nombreuses dans la couche minérale (Grier et al., 1981), ce qui dénote la modification qu'a subie le processus de décomposition.

6.2 Brûlages et incendies

Le brûlage est une pratique couramment utilisée pour faciliter l'accès au terrain d'abattage après la coupe, pour stimuler la régénération de certaines essences et pour éliminer les espèces des étages inférieurs qui leur font concurrence. Par ailleurs, les incendies de forêt jouent un rôle dominant

dans l'évolution d'un bon nombre de forêts naturelles, car ils peuvent par leur action supplanter les micro-organismes de décomposition comme principal facteur de minéralisation (St. John et Rundel, 1976). Les incendies peuvent être très destructeurs, mais lorsque seuls les horizons organiques de la couche supérieure du sol sont touchés, ils peuvent avoir un effet positif sur la transformation des éléments nutritifs et sur la croissance des arbres.

Bien que les populations microbiennes baissent immédiatement après un incendie ou un brûlage, elles se rétablissent en l'espace de quelques jours et atteignent un nombre plus élevé dans les terrains brûlés. Ahlgren et Ahlgren (1965) ont fait des comptages bactériens dans un peuplement de pins gris brûlé; leurs résultats étaient en étroite corrélation avec l'augmentation de la teneur du sol en éléments inorganiques (N, P, K, Ca, Mg). L'augmentation des populations de champignons était plus lente et moins importante. Dans une forêt d'épinettes subalpine incendiée, on a observé que les champignons du sol, à l'origine des colonisateurs communs de la litière (Penicillium, Trichoderma, Chrysospovium), étaient remplacés par des espèces saprophytes et des parasites faibles (Phoma, Botrytis) (Bissett et Parkinson, 1980). Les champignons saprophytes apparaissent en même temps que les herbes et les graminées dans la zone brûlée. Bissett et Parkinson (1980) ont également montré que la décomposition de la cellulose était stimulée dans les terrains brûlés, en partie à cause du réchauffement du sol. Au bout de six ans réapparaissaient bon nombre des champignons qui étaient disparus des horizons organiques brûlés. Au Québec, Penicillium citrinum, Trichoderma hamatum et T. polysporum étaient relativement plus abondants dans des peuplements d'épinettes 104 ans et 137 ans après qu'ils aient été brûlés que dans un peuplement brûlé deux ans auparavant. La disparition, puis l'accumulation de la matière organique sont la principale raison de ces changements (Lucarotti et al., 1978).

Dans la plupart de ces études, les changements de populations microbiennes ne sont mentionnés qu'en termes de poids sec. Jorgensen et Hodges (1970) ont comparé une pinède du sud dans laquelle on faisait des brûlages annuels avec un peuplement témoin non brûlé et une forêt brûlée huit ans auparavant. Le brûlage annuel réduisait considérablement les populations bactériennes (témoin: 21,53 x 10^6 cm^{-2}; brûlage annuel: 3,68 x 10^6 cm^{-2}) dans l'horizon F/H. Cette valeur augmentait à 25,19 x 10^6 cm^{-2} dans la forêt brûlée huit ans auparavant. Les champignons suivaient une tendance similaire, leur population étant de 0,64 x 10^6 cm^{-2}, 1,16 x 10^6 cm^{-2} et 0,16 x 10^6 cm^{-2} dans la forêt témoin et les peuplements brûlés huit ans et un an auparavant, respectivement. Cependant, les auteurs n'ont détecté "aucun signe indiquant que le métabolisme des micro-organismes du sol était affecté" par la diminution de la litière et la baisse des populations microbiennes dans la forêt brûlée annuellement.

Les populations de champignons pathogènes peuvent augmenter après un brûlage ou un incendie. Cylindrocarpon destructans réagit positivement à des extraits de litière brûlée, tandis que Penicillium et Trichoderma sont inhibés (Widden et Parkinson, 1975). Rhizina undulata, un champignon qui provoque la pourriture des racines, est commun dans les terrains où des rémanents de coupe ont été brûlés (Ginns, 1968; Morgan et Driver, 1972). Les tissus brûlés sur les peupliers faux-trembles qui survivent à un incendie de forêt ou à un brûlage sont la principale voie d'infection du champignon Fomes ignarius qui cause la pourriture du bois de coeur (Schmitz et Jackson, 1927). Par contre,

l'humidité et l'ombre dues à l'accumulation de rémanents peuvent favoriser la "prolifération excessive sur les débris" des sporophores de champignons pathogènes (Weir, 1923).

Harvey et al. (1976) ont examiné les autres effets des incendies et des brûlages, notamment sur les mycorhizes et les transformations de l'azote. Ils remarquent qu'on ne sait pas encore dans "quelles limites et conditions les effets régénérateurs et protecteurs des brûlages en surpassent les conséquences néfastes."

6.3 Fertilisation

On a souvent supposé qu'il était possible de compenser la déficience en azote des sols pauvres en les fertilisant. Pour vérifier cette hypothèse, on s'est servi d'expériences de fertilisation en forêt, d'incubation en laboratoire. Roberge et Knowles (1966, 1967) ont constaté que l'azote appliqué sous forme d'urée à raison de 400 lb/acre dans un peuplement d'épinettes noires était transformé par ammonisation en NH_4^+-N en trois jours, cette transformation rapide s'accompagnant d'une hausse du pH de la litière de 1,5 unités. Les populations de champignons quadruplaient tandis que les populations bactériennes triplaient. Dans les échantillons envoyés au laboratoire pour être à nouveau traités à l'urée, les bactéries, mais non les champignons, continuaient de proliférer pour atteindre un nombre maximum trois jours plus tard. Les populations demeuraient ensuite assez stables en incubation prolongée.
Ces changements ne correspondaient pas à la variation des populations de micro-organismes uréolytiques. On pense que sous l'effet du traitement, les populations originales seraient rapidement disparues pour être remplacées par une nouvelle communauté d'organismes capables de se développer dans un milieu à pH élevé et riche en azote.

Les résultats d'une étude portant sur les effets de l'application d'urée dans un peuplement élagué (Roberge et al., 1970) ont montré que l'azote ajouté était partiellement immobilisé dans les rémanents d'élagage, mais que la plus grande partie demeurait sous une forme "échangeable," soit le NH_4^+, et ce, même au bout de cinq ans. On a pensé qu'en raison de la valeur réduite du pH, de la présence d'inhibiteurs et de la rareté des composantes humiques, l'azote n'était incorporé aux rémanents et décomposé qu'en quantité limitée. Ajoutons que par comparaison aux parcelles témoins, il subsistait après cinq ans des populations relativement élevées de champignons (surtout dans l'horizon L) et des bactéries (horizons F_1 et F_2) dans les terrains enrichis. Ces micro-organismes, du fait qu'ils consomment l'azote de l'engrais, sont en compétition avec les arbres.

L'urée agit de deux façons sur l'humus forestier; elle en élève la teneur en azote et le pH. Avec le chaulage, des composés carbonés solubles sont extraits de l'humus, ce qui permet aux bactéries de se multiplier (MacDonald, 1979). On a fait des expériences de marquage en ajoutant des composés marqués au ^{15}N à de l'humus brut; on a constaté que l'azote était plus souvent immobilisé sous forme d'urée que sous forme de NH_4^+-N et que la forme NO_3^--N était relativement inerte (Overrein, 1967).

Dans une expérience de fertilisation en forêt, l'addition de chaux seule stimulait la production de CO_2 et l'immobilisation de l'azote; à l'inverse,

l'addition de NH_4^+ seul avait pour effet de réduire la respiration et d'accroître la production d'azote minéral, pendant au moins six mois (Williams, 1972). L'addition de phosphate compensait l'effet inhibiteur de l'azote sur la respiration; ainsi, "dans les parcelles traitées à l'azote, l'activité microbienne était limitée par la baisse de la concentration de phosphore assimilable, baisse due à la présence du résidu d'engrais azoté". Le phosphore seul n'a pas eu d'effet dans cette étude, mais lors d'autres travaux, il stimulait l'immobilisation de l'azote et réduisait la respiration (Nommik, 1978). On a fait d'autres expériences en milieu naturel (Adams et Cornforth, 1973) et en laboratoire (Salonius, 1972; Foster et al., 1980; Moore, 1981); elles ont donné différents résultats.

La question est de savoir comment interpréter ces observations. Il est difficile de soutenir que l'azote limite la décomposition de l'humus (Roberge et al., 1970) lorsque l'addition de NH_4^+ diminue la respiration microbienne. Selon Salonius (1972) et Foster et al. (1980), les résultats des chaulages montreraient que la concentration de carbone organique est un facteur limitant puisque les populations microbiennes augmentent considérablement lorsqu'on ajoute de l'urée. En réalité, il est probable que les ressources énergétiques et l'un ou l'autre d'un ensemble d'éléments nutritifs soient des facteurs limitants dans les sols forestiers pauvres. Il est aussi probable que l'addition d'un élément en excès cause des carences en d'autres éléments. La stimulation de la décomposition de l'humus ne favorise pas nécessairement la croissance des arbres si les éléments nutritifs demeurent immobilisés dans la biomasse microbienne.

Il est discutable pour deux raisons de supposer que l'accumulation de matière végétale sur le sol forestier est un processus néfaste en soi (Mahendrappa, 1978; Foster et al., 1980). Premièrement, les débris accumulés sur le sol d'un peuplement productif sont une source d'éléments nutritifs assimilables. De plus, l'humus, de par sa forte capacité d'échangeur de cations, retient les éléments nutritifs de l'eau de pluie. L'accumulation et la décomposition de la matière organique finissent par se stabiliser à un stade où, dans l'ensemble, la transformation des éléments nutritifs peut être assez rapide, en dépit de l'accumulation de litière fraîche "immobilisante." Deuxièmement, la compétition pour les éléments nutritifs se fait principalement entre les champignons hétérotrophes et les racines mycorhizées. Les mycorhizes, par leur action inhibitrice sur la décomposition de la litière, peuvent avantager de façon exclusive l'arbre qu'elles colonisent en lui permettant d'obtenir le peu d'éléments nutritifs assimilables et ce, lorsque les besoins nutritifs de ce dernier sont maximums (c'est-à-dire au printemps). En pratique, on pourrait orienter l'expérimentation de la fertilisation des sols forestiers sur la stimulation de la croissance de diverses essences plutôt que sur l'accélération de la décomposition de la litière par l'action microbienne.

BIBLIOGRAPHIE

Aber, J.D.; Melillo, J.M. 1980. Litter decomposition: Measuring relative contributions of organic matter and nitrogen to forest soils. Can. J. Bot. 58: 416-421.

Adams, S.N.; Cornforth, I.N. 1973. Some short-term effects of lime and fertilizers on a Sitka spruce plantation. II. Laboratory studies on litter decomposition and nitrogen mineralization. J. For. 46: 39-47.

Ahlgren, I.F.; Ahlgren, C.E. 1965. Effects of prescribed burning on soil microorganisms in a Minnesota jack pine forest. Ecology 46: 304-310.

Aho, P.E. 1974. Decay. In Cramer, O.P. ed. Environmental effects of forest residues management in the Pacific northwest: A state-of-knowledge compendium. Pacific NW For. Range Expt. Sta., USDA, Portland, Ore. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW-24.

Aho, P.E.; Seidler, R.J.; Evans, H.J.; Raju, P.N. 1974. Distribution, enumeration, and identification of nitrogen-fixing bacteria associated with decay in living white fir. Phytopathology 64: 1413-1420.

Allen, E.K.; Allen, O.N. 1965. Non-leguminous plant symbiosis. Pages 17-106 in Gilmour, C.M.; Allen, O.N. eds. Microbiology and soil fertility. Oregon State Univ. Press.

Anderson, J.M. 1973. The breakdown and decomposition of sweet chestnut (Castanea sativa Mill.) and beech (Fagus sylvatica L.) leaf litter in two woodland soils. I. Breakdown, leaching and decomposition. Oecologia 12: 251-274. Vol. 5: 10-11.

Anderson, J.M.; Bignell, D.E. 1980. Bacteria in the food, gut contents and faeces of the litter-feeding millipede Glomeris marginata (Villers.). Soil Biol. Biochem 12: 251-254.

Anderson, J.P.E.; Domsch, K.H. 1978a. Mineralization of bacteria and fungi in chloroform-fumigated soils. Soil Biol. Biochem. 10: 207-213.

Anderson, J.P.E.; Domsch, K.H. 1978b. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. Soil Biol. Biochem. 10: 215-222.

Ausmus, B.S. 1973. The use of the ATP assay in terrestrial decomposition studies. Ecol. Bull. (Stockholm) 17: 223-234.

Ausmus, B.S. 1977. Regulation of wood decomposition rates by arthropod and annelid populations. Ecol. Bull. (Stockholm) 25: 180-192.

Baath, E. 1980. Soil fungal biomass after clear-cutting of a pine forest in central Sweden. Soil Biol. Biochem. 12: 495-500.

Baath, E.; Soderstrom, B. 1980. Comparisons of the agar-film and membrane-filter methods for the estimation of hyphal lengths in soil, with particular reference to the effect of magnification. Soil Biol. Biochem. 12: 385-387.

Babiuk, L.A.; Paul, E.A. 1970. The use of fluorescein isothiocyanate in the determination of the bacterial biomass of grassland soil. Can. J. Microbiol. 16: 57-62.

Baker, D.; Torrey, J.G. 1979. The isolation and cultivation of actinomycetous root nodule endophytes. Pages 38-56 in Gordon, J.C.; Wheeler, C.T.; Perrin, D.A. eds. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Oregon State Univ.

Baker, D.; Torrey, J.G.; Kidd, G.H. 1979. Isolation by sucrose density fractionation and cultivation in vitro of actinomycetes from nitrogen-fixing root nodules. Nature 281: 76-79.

Barber, D.A.; Lynch, J.M. 1977. Microbial growth in the rhizosphere. Soil Biol. Biochem. 9: 305-308.

Basham, J.T. 1957. The deterioration by fungi of jack, red, and white pine killed by fire in Ontario. Can. J. Bot. 35: 155-172.

Basham, J.T. 1958. Decay of trembling aspen. Can. J. Bot. 36: 491-505.

Basham, J.T. 1966. Heart rot of jack pine in Ontario. Can. J. Bot. 44: 275-295.

Basham, J.T. 1979. Trembling aspen decay in Ontario. In Fayle, D.C.F.; Zsuffa, L.; Anderson, H.W. eds. Poplar Research, Management and Utilization in Canada. Ont. Min. Nat. Res., Forest Res. Inf. Paper No. 102.

Basham, J.T.; Belyea, R.M. 1960. Death and deterioration of balsam fir weakened by spruce budworm defoliation in Ontario. III. The deterioration of dead trees. Forest Sci. 6: 78-96.

Becking, J.M. 1970. Frankiaceae fam. nov. (Actinomycetales) with one new combination and six new species of the genus Frankia Brunchorst 1866. Int. J. Syst. Bacteriol. 20: 201-220.

Bell, O.T.; Johnson, F.L.; Gilmore, A.R. 1978. Dynamics of litterfall, decomposition, and incorporation into the streamside forest ecosystem. Oikos 30: 76-82.

Belser, L.W. 1979. Population ecology of nitrifying bacteria. Ann. Rev. Microbiol. 33: 309-333.

Berg, B.; Soderstrom, B. 1979. Fungal biomass and nitrogen in decomposing Scotch pine (Pinus sylvestris) litter. Soil Biol. Biochem. 11: 339-342.

Berg B.; Staaf, H. 1981. Leaching, accumulation and release of nitrogen in decomposing forest litter. Ecol. Bull. (Stockholm) 33: 163-178.

Bernard-Reversat, F. 1972. Décomposition de la litière de feuilles en forêt ombrophile de basse Côte-d'Ivoire. Oecol. Plant. 7: 279-300.

Biederbeck, V.O.; Campbell, C.A. 1973. Soil microbial activity as influenced by temperature trends and fluctuations. Can. J. Soil. Sci. 53: 363-375.

Binkley, D. 1981. Nodule biomass and acetylene reduction rates of red alder and Sitka alder on Vancouver Island, B.C. Can. J. Forest Res. 11: 281-286.

Bisby, G.R.; James, N.; Timonin, M. 1933. Fungi isolated from Manitoba soil by the plate method. Can. J. Res. 8: 253-275.

Bisby, G.R.; Timonin, M.I.; James, N. 1935. Fungi isolated from soil profiles in Manitoba. Can. J. Res. C 13: 47-65.

Bissett, J.; Parkinson, D. 1980. Long-term effects of fire on the composition and activity of the soil microflora of a subalpine, coniferous forest. Can. J. Bot. 58: 1704-1721.

Bissett, J.; Widden, P.R. 1972. An automatic multichamber soil washing apparatus for the ecological study of soil fungi. Can. J. Microbiol. 18: 1399-1404.

Blanchette, R.A.; Shaw, C.A. 1978. Associations among bacteria, yeasts, and basidiomycetes during wood decay. Phytopathol. 68: 631-637.

Blanchette, R.A.; Sutherland, J.B.; Crawford, D.L. 1981. Actinomycetes in discolored wood of living silver maple. Can. J. Bot. 59: 1-7.

Bocock, K.L. 1963. Changes in the amount of nitrogen in decomposing leaf litter of sessile oak (Quercus petraea). J. Ecol. 51: 555-566.

Bocock, K.L. 1964. Changes in the amounts of dry matter, nitrogen, carbon and energy in decomposing woodland leaf litter in relation to the activities of the soil fauna. J. Ecol. 52: 273-284.

Bollen, W.B.; Lu, K.C. 1968. Nitrogen transformations in soils beneath red alder and conifers. In Trappe, J.M. et al. eds. Biology of Alder. Pacific N.W. For. Range Exp. Sta., USDA-FS, Portland, Ore.

Bollen, W.B.; Wright, E. 1961. Microbes and nitrates in soils from virgin and young-growth forests. Can. J. Microbiol. 7: 785-791.

Bond, G. 1963. The root nodules of non-leguminous Angiosperms. Pages 72-91 in Natman, P.S.; Mosse, B. eds. Symbiotic association: 13th Symp. Soc. Gen. Microbiol., London. Cambridge Univ. Press.

Bond, G. 1967. Fixation of nitrogen by higher plants other than legumes. Ann. Rev. Plant Phys., 18: 107-126.

Bormann, F.H.; Likens, G.E.; Fisher, D.W.; Pierce, R.S. 1968. Nutrient loss accelerated by clear-cutting of a forest ecosystem. Science 159: 882-884.

Boyce, J.S. 1929. Deterioration of wind-thrown lumber on the Olympic Peninsula, Wash. USDA Techn. Bull. 104.

Boyce, J.S., Jr. 1966. Sporulation by Peniophora gigantea with reference to control of annosus root rot. Forest Sci. 12: 2-7.

Brandsberg, J.W. 1969. Fungi isolated from decomposing conifer litter. Mycologia 61: 373-381.

Brian, P.W.; McGowan, J.C. 1945. Viridin: a highly fungistatic substance produced by Trichoderma viride. Nature 156: 144.

Broadfoot, W.M.; Pierre, W.J. 1939. Forest soil studies. I. Relation of rate of decomposition of tree leaves to their acid-base balance and other chemical properties. Soil Sci. 48: 329-348.

Brouzes, R.; Lasik, J.; Knowles, R. 1969. The effect of organic amendment, water content and oxygen on the incorporation of ^{15}N by some agricultural and forest soils. Can. J. Microbiol. 15: 899-905.

Buchanan, T.S. 1940. Fungi causing decay in wind-thrown Northwest conifers. J. For. 38: 276-281.

Burges, A. 1939. Soil fungi and root infection. Broteria 8, no. 35, Facs. 2.

Burges, A. 1963a. Problems in soil microbiology. Trans. Br. Mycol. Soc. 46: 1-14.

Burges, A. 1963b. The microbiology of a podzol profile. Pages 151-157 in Doeksen, J.; van der Drift, J. eds. Soil Organisms. North-Holland Publ. Co., Amsterdam.

Burns, R.C.; Hardy, R.W. 1975. Nitrogen-fixation in bacteria and higher plants. Springer-Verlag, New York. 189 p.

Callahan, D.; Torrey, J.G.; del Tredici, P. 1978. Isolation and cultivation in vitro of the actinomycete causing root-nodulation in Comptonia. Science 199: 899-902.

Carrodus, B.B. 1966. Absorption of nitrogen by mycorrhizal roots of beech. I. Factors affecting the assimilation of nitrogen. New Phytol. 65: 358-371.

Casida, L.E., Jr. 1965. Abundant microorganism in soil. Appl. Microbiol. 13: 327-334.

Casida, L.E., Jr. 1971. Microorganisms in unamended soil as observed by various forms of microscopy and staining. Appl. Microbiol. 21: 1040-1045.

Chan, E.C.S.; Katznelson, H. 1961. Growth interactions of Arthrobacter globiformis and Pseudomonas sp. in relation to rhizosphere effect. Can. J. Microbiol. 7: 759-762.

Chan, E.C.S.; Katznelson, H.; Rouatt, J.W. 1963. The influence of soil and root extracts on the associative growth of selected soil bacteria. Can. J. Microbiol. 9: 187-197.

Chang, P.L.; Knowles, R. 1965. Non-symbiotic nitrogen fixation in some Quebec soils. Can. J. Microbiol. 11: 29-38.

Chase, F.E.; Corke, C.T.; Robinson, J.B. 1967. Nitrifying bacteria in soil. In Gray, T.R.G.; Parkinson, D. eds. The Ecology of Soil Bacteria. Liverpool University Press.

Chase, F.E.; Gray, P.H.H. 1957. Application of the Warburg respirometer in studying respiratory activity in soil. Can. J. Microbiol. 3: 335-349.

Chen, M.; Alexander, M. 1973. Survival of soil bacteria during prolonged dessication. Soil Biol. Biochem. 5: 213-221.

Chesters, C.G.C. 1940. A method for isolating soil fungi. Trans. Br. Mycol. Soc. 24: 253-255.

Chesters, C.G.C. 1948a. A contribution to the study of fungi in the soil. Trans. Br. Mycol. Soc. 30: 100-116.

Chesters, C.G.C. 1948b. Presidential address: concerning fungi inhabiting soil. Trans. Br. Mycol. Soc. 32: 197-216.

Childs, T.W. 1939. Decay of slash on clear-cut areas in the Douglas-fir region. J. For. 37: 955-959.

Chilvers, G.A. 1968. Low-power electron microscopy of the root cap region of eucalypt mycorrhizas. New Phytol. 67: 663-665.

Christensen, M. 1969. Soil microfungi of dry to mesic conifer hardwood forests in northern Wisconsin. Ecology 50: 9-27.

Christensen, M.; Whittingham, W.F. 1965. The soil microfungi of open bogs and conifer swamps in Wisconsin. Mycologia 57: 882-96.

Chu, J.P.-H.; Knowles, R. 1966. Mineralization and immobilization of nitrogen in bacterial cells and in certain soil organic fractions. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 30: 210-213.

Clarholm, M.; Rosswall, T. 1980. Biomass and turnover of bacteria in a forest soil and a peat. Soil Biol. Biochem. 12: 49-57.

Clowes, F.A.L. 1951. The structure of mycorrhizal roots of Fagus sylvatica. New Phytol. 50: 1-16.

Clowes, F.A.L. 1954. The root-cap of ectotrophic mycorrhizas. New Phytol. 53: 525-529.

Cole, D.W. 1981. Nitrogen uptake and translocation by forest ecosystems. Ecol. Bull. (Stockholm) 33: 219-232.

Considine, R.G.; Casida, L.E., Jr. 1964. Antibiotic production by actinomycete species on N-deficient media. J. Appl. Bacteriol. 27: 229-236.

Corke, C.T. 1958. Nitrogen transformations in Ontario forest podzols. First North. Am. Forest Soils Conf., Sept. 8-11, 1958. Mich. St. Univ. Agr. Exp. Station, East Lansing.

Corke, C.T.; Chase, F.E. 1964. Comparative studies of actinomycete populations in acid podzolic and neutral mull forest soils. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 28: 68-70.

Cornaby, B.W.; Waide, J.W. 1973. Nitrogen fixation in decaying chestnut logs. Plant and Soil 39: 445-448.

Cowling, E.B.; Merrill, W. 1966. Nitrogen in wood and its role in wood deterioration. Can. J. Bot. 44: 1539-1554.

Crawford, D.L. 1978. Lignocellulose decomposition by selected Streptomyces strains. Appl. Environ. Microbiol. 35: 1041-1045.

Cromack, K., Jr.; Monk, C.D. 1975. Litter production, decomposition, and nutrient cycling in a mixed hardwood watershed and a white pine watershed. In Howell, F.G. et al. eds. Mineral Cycling in Southeastern Ecosystems. ERDA Symposium Series (CONF-740513).

Cromack, K., Jr.; Sollins, P.; Graustein, W.C.; Speidel, K.; Todd, A.W.; Spycher, G.; Li, C.Y.; Todd, R.L. 1979. Calcium oxalate accumulation and soil weathering in mats of the hypogenous fungus Hysterangium crassum. Soil Biol. Biochem. 11: 463-468.

Cromack, K., Jr.; Todd, R.L.; Monk, C.D. 1975. Patterns of basidiomycete nutrient accumulation in conifer and deciduous forest litter. Soil Biol. Biochem. 7: 265-268.

Crossley, D.A., Jr. 1977. The roles of terrestrial saprophagous arthropods in forest soils: Current status of concepts. Pages 49-56 in Mattson, W.J. ed. The role of arthropods in forest ecosystems. Springer-Verlag, New York.

Crossley, D.A., Jr.; Hoglund, M.P. 1962. A litter-bag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter. Ecology 43: 571-573.

Crutzen, P.J. 1970. The influence of nitrogen oxides on atmospheric ozone content. Q.J.R. Meteorol. Soc. 96: 320-325.

Crutzen, J.J. 1976. Upper limits of atmospheric ozone reductions following increased application of fixed nitrogen to the soil. Geophys. Res. Lett. 3: 169-172.

Dale, M.E. 1963. Interplant alder to increase growth in strip-mine plantation. USDA Forest Serv. Res. Note CS-14, 4 p.

Dalton, H. 1977. Ammonia oxidation by the methane oxidizing bacterium Methylococcus capsulatus strain Bath. Arch. Microbiol. 114: 273-279.

Dangerfield, J.A.; Westlake, D.W.S.; Cook, F.D. 1975. Quantitative assessment of the bacterial rhizosphere flora of Pinus contorta var. latifolia. Can. J. Microbiol. 21: 2034-2038.

Dangerfield, J.A.; Westlake, D.W.S.; Cook, F.D. 1978. Characterization of the bacterial flora associated with root systems of Pinus contorta var. latifolia. Can. J. Microbiol. 24: 1520-1525.

Davidson, A.G.; Newell, W.R. 1953. Pathological deterioration in windthrown balsam fir in Newfoundland. For. Chron. 29: 100-107.

DeBell, D.S.; Radwan, M.A. 1978. Growth and nitrogen relations of coppiced black cottonwood and red alder in pure and mixed plantations. Bot. 703. 140. S97-S101.

de Leval, J.; Remacle, J. 1969. A microbiological study of the rhizosphere of poplar. Plant and Soil 31: 3-47.

Dickinson, C.N.; Dawson, D.; Goodfellow, M. 1981. Interactions between bacteria, streptomycetes and fungi from Picea sitchensis litter. Soil Biol. Biochem. 13: 65-71.

di Menna, M.E. 1959. Yeasts from the leaves of pasture plants. N.Z.J. Agr. Res. 2: 394-406.

di Menna, M. 1960. Yeasts from soils under forest and under pasture. N.Z.J. Agr. Res. 3: 623-632.

Dobbs, C.G.; Hinson, W.H. 1953. A widespread fungistasis in soils. Nature 172: 197-199.

Dobbs, C.G.; Hinson, W.H.; Bywater, J. 1960. Inhibition of fungal growth in soil. Pages 130-147 in Parkinson, D.; Waid, J.S. eds. The Ecology of Soil Fungi.

Domsch, K.N.; Beck, T.; Anderson, J.P.E.; Soderstrom, B.; Parkinson, D.; Trolldenier, G. 1979. A comparison of methods for soil microbial population and biomass studies. Z. Pflanzeneraehr. Bodenkd. 142: 520-533.

Duchaufour, P. 1954. Essai d'ammonification et de nitrification de différents humus forestiers. C.R. Acad. Sci. Paris 239: 998-999.

Edwards, N.T.; Sollins, P. 1973. Continuous measurement of carbon dioxide evolution from partitioned forest floor components. Ecology 54: 406-412.

Eiland, F. 1979. An improved method for determination of adenosine tri-phosphate (ATP) in soil. Soil Biol. Biochem. 11: 31-35.

Ellis, M. 1940. Some fungi isolated from pinewood soil. Trans. Br. Mycol. Soc. 24: 87-97.

Ellis, R.C. 1974. The seasonal pattern of nitrogen and carbon mineralization in forest and pasture soils in Southern Ontario. Can. J. Soil Sci. 54: 15-28.

Etheridge, D.E. 1961. Factors influencing branch infection in aspen. Can. J. Bot. 39: 799-816.

Etheridge, D.E.; Craig, H.M. 1976. Factors influencing infection and initiation of decay by the Indian paint fungus (Echinodontium tinctorium) in western hemlock. Can. J. For. Res. 6: 299-318.

Faegri, A.; Torsvik, V.L.; Goksoyr, J. 1977. Bacterial and fungal activities in soil: separation of bacteria and fungi by a rapid fractionated centrifugation technique. Soil Biol. Biochem. 9: 105-112.

Fahraeus, G. 1954. Further studies in the formation of laccase by Polyporus versicolor. Physiol. Plant. 7: 704-712.

Faille, A. 1975. Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. V. Evolution à court terme des humus à la suite de l'ouverture de clairières. Oecol. Plant. 10: 43-62.

Fenton, R.T. 1958. A laboratory study of nitrogen mobilization during litter decompositon. Plant and Soil 9: 202-214.

Finn, R.F. 1953. Foliar nitrogen and growth in certain mixed and pure forest plantings. J. For. 51: 31-33.

Fisher, R.F.; Stone, E.L. 1969. Increased availability of nitrogen and phosphorus in the root zone of conifers. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 33: 955-961.

Fogel, R.; Cromack, K., Jr. 1976. Effect of habitat and substrate quality on Douglas-fir litter decomposition in western Oregon. Can. J. Bot. 55: 1632-1640.

Fortin, J.A.; Lavallée, R.; Piché, Y. 1979. Forest utilization for energy and the role of nitrogen fixation. A Literature review. ENFOR Rep. P-9, Canadian Forestry Service.

Fortin, A.; Carlisle, A. 1982. The use of root symbiosis in Intensive Forestry. IEA Report, Planning Group B.

Foster, N.W.; Beauchamp, E.G.; Corke, C.T. 1980. Microbial activity in a Pinus banksiana forest floor amended with nitrogen and carbon. Can. J. Soil Sci. 60: 199-210.

Frankland, J.C. 1974. Importance of phase-contrast microscopy for estimation of total fungal biomass by the agar-film technique. Soil Biol. Biochem. 6: 409-410.

Frankland, J.C. 1975. Estimation of live fungal biomass. Soil Biol. Biochem. 7: 339-340.

Frankland, J.C.; Bailey, A.D.; Gray, T.R.G.; Holland, A.A. 1981. Development of an immunological technique for estimating mycelial biomass of Mycena galopus in leaf litter. Soil Biol. Biochem. 13: 87-92.

Fred, E.B.; Haas, A.R.C. 1919. The etching of marble by roots in the presence and absence of bacteria. J. Gen. Physiol. 1: 631-638.

Gadgil, R.L.; Gadgil, P.D. 1971. Mycorrhiza and litter decomposition. Nature 233: 133.

Gadgil, R.L.; Gadgil, P.D. 1975. Suppression of litter decomposition by mycorrhizal roots of Pinus radiata (i.p.) N.Z.J. For. Sci. 5: 33-41.

Gadgil, R.L.; Gadgil, P.D. 1978. Influence of clearfelling on decomposition of Pinus radiata litter. N.Z.J. For. Sci. 8: 213-224.

Garrett, H.E.; Cox, G.S. 1973. Carbon dioxide evolution from the floor of an oak-hickory forest. Soil Sci. Am. Proc. 37: 641-644.

Garrett, S.D. 1963. Soil Fungi and Soil Fertility. Pergamon Press, Oxford.

Gilbert, O.J.W.; Bocock, K.L. 1960. Changes in leaf litter when placed on the surface of soils with contrasting humus types. II. Changes in the nitrogen content of oak and ash litter. J. Soil Sci. 11: 10-17.

Ginns, J.H. 1968. Rhizina undulata pathogenic on Douglas-fir seedlings in western North America. Plant Dis. Rept. 52: 579-580.

Ginns, J.H.; Driver, C.H. 1970. The mycobiota of slash pine stumps and its influence on the occurrence of annosus root rot. In Interaction of Organisms in the Process of Decay of Forest Trees. Laval University Forest Research Foundation, Québec, Canada.

Glavac, V.; Koenies, H. 1978. Mineral nitrogen contents and net nitrogen mineralization in the soils of a Picea plantation and its clear-felled area. Oecol. Plant. 13: 207-218.

Gledhill, W.E.; Casida, L.E., Jr. 1969a. Predominant catalase-negative soil bacteria. II. Streptococcal population indigenous to soil. Appl. Microbiol. 17: 208-213.

Gledhill, W.E.; Casida, L.E., Jr. 1969b. Predominant catalase-negative soil bacteria. II. Occurrence and characterization of Actinomyces humiferus, sp. N. Appl. Microbiol. 18: 114-121.

Gledhill, W.E.; Casida, L.E., Jr. 1969c. Predominant catalase-negative soil bacteria. III. Agromyces, gen. N., microorganisms intermediary to Actinomyces and Nocardia. Appl. Microbiol. 18: 340-349.

Gochenaur, S.E. 1978. Fungi of a Long Island oak-birch forest: I. Community organization and seasonal occurrence of the opportunistic decomposers of the A horizon. Mycologia 70: 975-994.

Gochenaur, S.E.; Backus, M.P. 1967. Mycoecology of willow and cottonwood lowland communities in southern Wisconsin. II. Soil microfungi in the sand bar willow stands. Mycologia 59: 893-901.

Goodfellow, M. 1968. Properties and composition of the bacterial flora of a pine forest soil. J. Soil Sci. 19: 154-167.

Goodfellow, M.; Dawson, D. 1978. Qualitative and quantitative studies of bacteria colonizing Picea sitchensis litter. Soil Biol. Biochem. 10: 303-307.

Goodfellow, M.; Hill, I.R.; Gray, T.R.G. 1967. Bacteria in a pine forest soil. Pages 500-515 in T.R.G. Gray et D. Parkinson, eds. The Ecology of Soil Bacteria. Liverpool Univ. Press, England.

Gooding, G.V., Jr.; Hodges, C.; Ross, E. 1966. Effect of temperature on growth and survival of Fomes annosus. Forest Sci. 12: 325-333.

Gosz, J.R. 1981. Nitrogen cycling in coniferous ecosystems. Ecol. Bull. (Stockholm) 33: 405-426.

Gosz, J.R.; Likens, G.E.; Bormann, F.H. 1973. Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook forest, New Hampshire. Ecol. Monogr. 43: 173-191.

Gray, P.H.H.; McMaster, N.B. 1933. A microbiological study of podzol soil profiles. Can. J. Res. 8: 375-389.

Gray, P.H.H.; Taylor, C.B. 1935. A microbiological study of podzol soil profiles. II. Laurentian soils. Can. J. Res. C 13: 251-255.

Gray, T.R.G. 1973. The use of the fluorescent-antibody technique to study the ecology of Bacillus subtilis in soil. Ecol. Bull. (Stockholm) 17: 119.

Grier, C.C.; Vogt, K.A.; Keyes, M.R.; Edmonds, R.L. 1981. Biomass distribution and above- and below-ground production in young and mature Abies amabilis zone ecosystems of the Washington Cascades. Can. J. Forest Res. 11: 155-167.

Griffin, D.M. 1969. Soil water in the ecology of fungi. Ann. Rev. Phytopathol. 7: 289-311.

Hackett, W.F.; Connors, W.J.; Kirk, T.K.; Zeikus, Z.G. 1977. Microbial decomposition of synthetic ^{14}C labeled lignins in nature: Lignin biodegradation in a variety of natural materials. Appl. Environ. Microbiol. 33: 43-51.

Hacskaylo, E. 1965. Thelephora terrestris and mycorrhizae of Virginia pine. Forest Sci. 11: 401-404.

Hacskaylo, E. 1973. Carbohydrate physiology of ectomycorrhizae. In Marks, G.C.; Kozlowski, T.T. eds. Ecotmycorrhiza--their ecology and physiology. Academic Press, New York.

Haines, S.C.; DeBell, D.S. 1979. Use of nitrogen-fixing plants to improve and maintain productivity of forest soils. In Proc. of Impact of Intensive Harvesting in forest nutrient cycling. SUNY, Syracuse, New York.

Hale, W.G. 1967. Collembola. Pages 397-411 in Burges, A.; Raw, F. eds. Soil Biology, Academic Press, New York.

Handley, W.R.C. 1961. Further evidence for the importance of residual leaf protein complexes in litter decomposition and the supply of nitrogen for plant growth. Plant and Soil 15: 37-73.

Hankin, L.; Poincelot, R.P.; Anagnostakis, S.L. 1976. Microorganisms from composting leaves: ability to produce extracellular degradative enzymes. Microb. Ecol. 2: 296-308.

Hanlon, R.G.D.; Anderson, J.M. 1980. Influence of microarthropod feeding activities on microflora in decomposing oak leaves. Soil Biol. Biochem. 12: 255-261.

Hansen, J.F.: Thingstad, T.F.; Goksoyr, J. 1974. Evaluation of hyphal lengths and fungal biomass in soil by a membrane filter technique. Oikos 25: 102-107.

Hansen, F.A.; Dawson, J.O. 1982. Effect of Alnus glutinosa on hybrid populus height growth in a short-rotation intensively cultured plantation. Forest Sci. 28: 49-59.

Harley, J.L. 1959. The Biology of Mycorrhiza. First ed. Leonard Hill Books.

Harley, J.L. 1964. Incorporation of carbon dioxide into excised beech mycorrhizas in the presence and absence of ammonia. New Phytol. 63: 203-208.

Harley, J.L. 1971. Fungi in ecosystems. J. Ecol. 59: 653-668.

Harley, J.L.; McCready, C.C.; Geddes, J.A. 1954. The salt respiration of excised beech mycorrhizas. I. The development of the respiratory system to salts. New Phytol. 53: 427-444.

Harley, J.L.; Waid, J.S. 1955. A method for studying active mycelia on living roots and other surfaces in the soil. Trans. Br. Mycol. Soc. 38: 104-118.

Harris, W.F.; Kinerson, R.S., Jr.; Edwards, N.T. 1977. Comparison of belowground biomass of natural deciduous forests and loblolly pine plantations. In Marshall, J.K. ed. The Belowground Ecosystem: A synthesis of Plant Associated Processes. Colorado St. Univ., Fort Collins.

Harvey, A.E.; Jurgensen, M.F.; Larsen, M.J. 1976. Distribution of mycorrhizae in a mature Douglas-fir/larch forest soil in western Montana. Forest Sci. 22: 393-398.

Harvey, A.E.; Jurgensen, M.F.; Larsen, M.J. 1976. Intensive fiber utilization and prescribed fire: effects on the microbial ecology of forests. USDA Forest Service Gen. Tech. Rept. INT-28. Ogden, Utah.

Harvey, A.E.; Jurgensen, M.F.; Larsen, M.J. 1978. Seasonal distribution of ecotmycorrhizae in a mature Douglas-fir/larch forest soil in western Montana. Forest Sci. 24: 203-208.

Harvey, A.E.; Larsen, M.J.; Jurgensen, M.F. 1979. Comparative distribution of ectomycorrhizae in soils of 3 western Montana (USA) forest habitat types. Forest Sci. 25: 350-358.

Hayes, A.J. 1965a. Some microfungi from Scots pine litter. Trans. Br. Mycol. Soc. 48: 179-185.

Hayes, A.J. 1965b. Studies on the decomposition of coniferous leaf litter. I. Physical and chemical changes. J. Soil Sci. 15: 121-140.

Hayes, A.J. 1965c. Studies on the decomposition of coniferous leaf litter. II. Changes in external features and succession of microfungi. J. Soil Sci. 16: 242-257.

Hayes, A.J. 1979. The microbiology of plant litter decomposition. Sci. Prog., Oxf. 66: 25-42.

Heal, O.W. 1963. Soil fungi as food for amoebae. In Doeksen, J.; van der Drift, J. eds. Soil Organisms. North Holland Publ. Co., Amsterdam.

Healy, J.B., Jr.; Young, L.Y.; Reinhard, M. 1980. Methanogenic decomposition of ferulic acid, a model lignin derivative. Appl. Environ. Microbiol. 39: 436-444.

Heath, G.W.; Edwards, C.A.; Arnold, M.K. 1964. Some methods for assessing the activity of soil animals in the breakdown of leaves. Pedobiologia 4: 80-87.

Henderson, M.E.K. 1960. Studies on the physiology of lignin decomposition by soil fungi. In Parkinson, D.; Waid, J.S. eds. The Ecology of Soil Fungi, Liverpool Univ. Press.

Henderson, M.E.K. 1963. Fungal metabolism of certain aromatic compounds related to lignin. Pure Appl. Chem. 7: 589-602.

Hering, T.F. 1965. Succession of fungi in the litter of a Lake District oakwood. Trans. Br. Mycol. Soc. 48: 391-408.

Hering, T.F. 1966a. An automatic soil-washing apparatus for fungal isolation. Plant and Soil 25: 195-200.

Hering, T.F. 1966b. The terricolous higher fungi of four Lake District woodlands. Trans. Br. Mycol. Soc. 49: 369-383.

Hering, T.F. 1967. Fungal decomposition of oak leaf litter. Trans. Br. Mycol. Soc. 50: 267-273.

Highley, T.L. 1980. Cellulose degradation by cellulose-clearing and non-cellulose-clearing brown rot fungi. Appl. Environ. Microbiol. 40: 1145-1147.

Highley, T.L.; Kirk, T.K. 1979. Mechanisms of wood decay and the unique features of heart rots. Phytopathology 69: 1151-1157.

Hill, I.R.; Gray, T.R.G. 1967. Application of the fluorescent antibody technique to an ecological study of bacteria in soil. J. Bacteriol. 93: 1888-1896.

Hissett, R.; Gray, T.R.G. 1976. Microsites and time changes in soil microbe ecology. Pages 23-39 in Anderson, J.M.; Macfadyen, A. eds. The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes. Blackwell, Oxford.

Hogg, B.M.; Hudson, H.J. 1966. Micro-fungi on leaves of Fagus sylvatica. I. The micro-fungal succession. Trans. Br. Mycol. Soc. 59: 185-192.

Holding, A.J.; Franklin, D.A.; Watling, R. 1965. The microflora of peat-podzol transitions. J. Soil Sci. 16: 44-59.

Holm, E.; Jensen, V. 1972. Aerobic chemoorganotrophic bacteria of a Danish beech forest. Oikos 23: 248-260.

Hora, F.B. 1959. Quantitative experiments on toadstool production in woods. Trans. Br. Mycol. Soc. 42: 1-14.

Houwers, A.; Akkermans, A.D.L. 1981. Influence of inoculation of yield of Alnus glutinosa in the Netherlands. Plant and Soil 61: 189-202.

Howard, P.J.A.; Howard, D.M. 1974. Microbial decompostion of tree and shrub litter. I. Weight loss and chemical composition of decomposing litter. Oikos 25: 341-352.

Hsu, S.C.; Lockwood, J.L. 1969. Mechanisms of inhibition of fungi in agar by streptomycetes. J. Gen. Microbiol. 57: 147-158.

Hudson, J.H. 1968. The ecology of fungi on plant remains above the soil. New Phytol. 67: 837-74.

Hurst, H.M. 1963. Aromatic acid-reducing systems in fungi. Pages 121-128 in Pridham, J.B. ed. Enzyme chemistry of phenolic compounds. Pergamon Press, London.

Ikediugwu, F.E.O.; Webster, J. 1970a. Antagonism between Coprinus hepteremus and other coprophilous fungi. Trans. Br. Mycol. Soc. 54: 181-204.

Ikediugwu, F.E.O.; Webster, J. 1970b. Hyphal interference in a range of coprophilous fungi. Trans. Br. Mycol. Soc. 54: 205-210.

Ivarson, J.C.; Katznelson, H. 1960. Studies on the rhizosphere microflora of yellow birch seedlings. Plant and Soil 12: 30-40.

Jackson, R.M. 1957. Fungistasis as a factor in the rhizosphere phenomenon. Nature 180: 96-97.

Jackson, R.M. 1960. Soil fungistasis and the rhizosphere. Pages 168-181 in Parkinson, D.; Waid, J.S. eds. The Ecology of Soil Fungi. Liverpool Univ. Press.

Jeffreys, E.G.; Brian, P.W.; Hemming, H.G.; Lowe, D. 1953. Antibiotic production by the microfungi of acid heath soils. J. Gen. Microbiol. 9: 314-341.

Jenkinson, D.S. 1976. The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. IV. The decomposition of fumigated organisms in soil. Soil Biol. Biochem. 8: 203-208.

Jenkinson, D.S.; Powlson, D.S. 1976a. The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. I. Fumigation with chloroform. Soil Biol. Biochem. 8: 167-177.

Jenkinson, D.S.; Powlson, D.S. 1976b. The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. V. A method for measuring soil biomass. Soil Biol. Biochem. 8: 209-213.

Jenkinson, D.S.; Powlson, D.S. 1980. Measurement of microbial biomass in intact soil cores and in sieved soil. Soil Biol. Biochem. 12: 579-581.

Jenkinson, D.S.; Powlson, D.S.; Wedderburn, R.W.M. 1976. The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. III. The relationship between soil biovolume, measured by optical microscopy, and the flush of decomposition caused by fumigation. Soil Biol. Biochem. 8: 189-202.

Jensen, H.L. 1928. Actinomyces acidophilus N. sp., a group of acidophilus actinomycetes isolated from soil. Soil Sci. 25: 225-235.

Jensen, H.L. 1930. Actinomycetes in Danish soils. Soil Sci. 30: 59-77.

Jensen, V. 1962. Studies on the microflora of Danish beech forest soils. I. The dilution plate count technique for the enumeration of bacteria and fungi in soil. II. Numbers of micro-organisms as determined by plate count. III. Properties and composition of the bacterial flora. Zbl. Bakt. II. Abt. 116: 13-32, 348-371, 593-611.

Jensen, V. 1963a. Studies on the microflora of Danish beech forest soils. V. The microflora. Zentr. Bakt. II. Abt. 117: 167-179.

Jensen, V. 1963b. Studies on the microflora of Danish beech forest soils. IV. Yeasts and yeast-like fungi. Zentr. Bakt. II. Abt. 117: 41-65.

Jensen, V. 1974. Decomposition of angiosperm tree leaf litter. Pages 69-104 in Dickinson, C.H.; Pugh, G.J.F. eds. Biology of Plant Litter Decomposition. Academic Press, London.

Johnson, D.W.; Edwards, N.T. 1979. The effects of stem girdling on biogeochemical cycles within a mixed deciduous forest in eastern Tennessee. II.

Soil nitrogen mineralization and nitrification rates. Oecologia 40: 259-272.

Johnson, N.D.; Shea, K.R.; Johnsey, R.L. 1970. Mortality and deterioration of looper-killed hemlock in western Washington. J. For. 68: 162-163.

Jones, J.M.; Richards, B.N. 1977. Effects of reforestation on turnover of ^{15}N-labelled nitrate and ammonium in relation to changes in soil microflora. Soil Biol. Biochem. 9: 383-392.

Jones, J.M.; Richards, B.N. 1978. Fungal development and the transformation of ^{15}N-labelled amino and NH_4^+ -N in forest soils under several management regimes. Soil Biol. Biochem. 10: 161-168.

Jones, K.; King, E.; Eastlick, M. 1974. Nitrogen fixation by free-living bacteria in the soil and in the canopy of Douglas-fir. Ann. Bot. 38: 765-772.

Jones, P.C.T.; Mollison, J.E. 1948. A technique for the quantitative estimation of soil microorganisms. J. Gen. Microbiol. 2: 54-69.

Jordan, C.F.; Escalente, G. 1980. Root productivity in an Amazonian rain forest. Ecology 61: 14-18.

Jordan, C.F.; Todd, R.L.; Escalente, G. 1979. Nitrogen conservation in a tropical rain forest. Oecologia 39: 123-128.

Jorgensen, J.R. 1975. Nitrogen fixation in forested coastal plain soils. U.S.D.A. Forest Service Res. Pap. SE-130. Southeastern Forest Exp. Stn., Asheville, N.C.

Jorgensen, J.R.; Hodges, C.S., Jr. 1970. Microbial characteristics of a forest soil after 20 years of prescribed burning. Mycologia 62: 721-726.

Jorgensen, J.R.; Wells, C.G. 1971. Apparent nitrogen fixation in soil influenced by prescribed burning. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 35: 806-810.

Jorgensen, J.R.; Wells, C.G. 1973. The relationship of respiration in organic and mineral soil layers to soil chemical properties. Plant and Soil 39: 373-387.

Jurgensen, M.F.; Davey, C.B. 1971. Nonsymbiotic nitrogen-fixing microorganisms in forest and tundra soils. Plant and Soil 34: 341-356.

Kaarik, A.A. 1974. Decomposition of wood. Pages 129-174 in Dickinson, C.H.; Pugh, G.J.F. eds. Biology of Plant Litter Decomposition. Academic Press, London.

Kaplan, D.L.; Hartenstein, R. 1980. Decomposition of lignins by microorganisms. Soil Biol. Biochem. 17: 65-75.

Katznelson, H. 1946. The rhizosphere effect of mangels on certain groups of soil microorganisms. Soil Sci. 62: 343-354.

Katznelson, H.; Rouatt, J.W. 1957a. Studies on the incidence of certain physiological groups of bacteria in the rhizosphere. Can. J. Microbiol. 3: 265-269.

Katznelson, H.; Rouatt, J.W. 1957b. Manometric studies with rhizosphere and non-rhizosphere soil. Can. J. Micro. 3: 673-678.

Katznelson, H.; Rouatt, J.W.; Payne, T.M.B. 1955. The liberation of amino acids and reducing compounds by plant roots. Plant and Soil 7: 35.

Katznelson, H.; Rouatt, J.W.; Peterson, E.A. 1962. The rhizosphere effect of mycorrhizal and non-mycorrhizal roots of yellow birch seedlings. Can. J. Bot 40: 377-382.

Keeney, D.R. 1980. Prediction of soil nitrogen availability in forest ecosystems: a literature review. Forest Sci. 26: 159-171.

Kendrick, W.B. 1959. The time factor in the decomposition of coniferous leaf litter. Can. J. Bot. 37: 907-912.

Kendrick, W.B.; Burges, A. 1962. Biological aspects of the decay of Pinus sylvestris leaf litter. Nova Hedwig 4: 313-342.

Kilbertus, G.; Proth, J.; Mangenot, F. 1979. Variations saisonnières d'un sol forestier. Ann. Microbiol. (Inst. Pasteur) 130 B: 63-77.

Kjoller, A.; Struwe, S. 1980. Microfungi of decomposing red alder leaves and their substrate utilization. Soil Biol. Biochem. 12: 425-431.

Knowles, R. 1973. Interpretation of recent ^{15}N studies of nitrogen in forest systems. In Bernier, B.; Winget, C.H. eds. Forest Soils and Forest Land Management. Proc. Fourth N. Am. Forest Soils Conf. Laval Univ. Press, Québec.

Knowles, R. 1981. Denitrification. Pages 323-369 in Paul, E.A.; Ladd, J. eds. Soil Biochemistry, Vol. 5. Marcel Dekker, New York.

Knowles, R. 1982. Denitrification. Microbial. Rev. 46: 43-70.

Knowles, R.; Chu, D.T.H. 1969. Survival and mineralization and immobilization of ^{15}N-labelled Serratia cells in a boreal forest raw humus. Can. J. Microbial. 15: 223-228.

Knowles, R.; Laishley, E. 1959. Factors in forest-tree litter extracts affecting the growth of soil microorganisms. Nature 184: 1169.

Koenigs, J.W. 1974. Hydrogen peroxide and iron: A proposed system for decomposition of wood by brown-rot Basidiomycetes. Wood Fiber 6: 66-79.

Krupa, S.; Fontana, A.; Palenzona, M. 1973. Studies on the N metabolism in ectomycorrhizae. I. Status of free and bound amino acids in mycorrhizal and non-mycorrhizal root systems of Pinus nigra and Corylus avellana. Physiol. Plant. 28: 1-6.

Kumuda, K.; Suzuki, A.; Kazuyuki, A. 1961. Isolation of anthraquinone from humus. Nature 191: 415.

Kusler, E. 1963. Phenol oxidases in Streptomyces. Pages 81-86 in Pridham, J.B. eds. Enzyme Chemistry of Phenolic Compounds. Pergamon Press, London.

Lacey, J. 1973. Actinomycetes in soils, composts and fodders. In Sykes, G. et Skinner, F.A. eds. Actinomycetales: Characteristics and Practical Importance. Academic Press, London.

Lalonde, M. 1979. A simple and rapid method for the isolation cultivation in vitro and characterization of Frankia strains from Alnus root nodules. Page 1180 in Gordon, J.C. et al. eds. Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Oregon State Univ.

Lalonde, M.; Calvert, H.E.; Pine, S. 1981. Isolation and use of Frankia strains in actinorhizae formation. Pages 296-299 in Gibson, A.H.; Newton, W.E. eds. Current perspectives in nitrogen fixation. Aust. Acad. Sci.

Lamb, D. 1975. Patterns of nitrogen mineralization in the forest floor of stands of Pinus radiata on different soils. J. Ecol. 63: 615-625.

Lamb, D. 1976. Decomposition of organic matter on the forest floor of Pinus radiata plantations. J. Soil Sci. 27: 206-217.

Lamb, D. 1980. Soil nitrogen mineralization in a secondary rain forest succession. Oecologia 47: 257-263.

Lamb, R.J. 1974. Effect of D-glucose on utilization of single carbon sources by ectomycorrhizal fungi. Trans. Br. Mycol. Soc. 63: 295-306.

Larsen, M.J.; Jurgensen, M.F.; Harvey, A.E. 1978. Nitrogen fixation associated with wood and wood decay fungi in western Montana. Can. J. Forest Res. 8: 341-345.

Larsen, M.J.; Harvey, A.E.; Jurgensen, M.F. 1980. Residue decay processes and associated environmental functions in northern Rocky Mountain forests. In Environmental Consequences of Timber Harvesting in Rocky Mountain Coniferous Forests. USDA-FS Intermountain For. Range Exp. Sta., Ogden, Utah.

Last, F.T.; Deighton, F.C. 1965. The non-parasitic microflora on the surfaces of living leaves. Trans. Br. Mycol. Soc. 48: 83-99.

Law, K. 1959. A role of the laccase of wood-rotting fungi. Physiol. Plant. 12: 854-861.

Lee, C.C.; Harris, R.F.; Williams, J.D.H.; Armstrong, D.E.; Syers, J.K. 1971. Adenosine triphosphate in lake sediments. I. Determination. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 35: 82-86.

Levisohn, I. 1953. Growth response of tree seedlings to mycorrhizal mycelia in the absence of a mycorrhizal association. Nature 172: 316-317.

Levisohn, I. 1956. Growth stimulation of forest tree seedlings by the activity of free-living mycorrhizal mycelia. Forestry 29: 53-59.

Levisohn, I. 1960. Physiological and ecological factors influencing the effects of mycorrhizal inoculation. New Phytol. 59: 42-47.

Lewis, D.H.; Harley, J.L. 1965. Carbohydrate physiology of mycorrhizal roots of beech. I. Identity of endogenous sugars and utilization of exogenous sugars. II. Utilization of exogenous sugars by uninfected and mycorrhizal roots. III. Movement of sugars between host and fungus. New Phytol. 64: 224-237; 238-255; 256-269.

Lindeberg, G. 1948. On the occurrence of polyphenol oxidases in soil-inhabiting Basidiomycetes. Physiol. Plant. 1: 196-205.

Lingappa, B.T.; Lockwood, J.L. 1961. The nature of the widespread soil fungistasis. J. Gen. Microbiol. 26: 473-485.

Lingappa, B.T.; Lockwood, J.L. 1964. Activation of soil microflora by fungus spores in relation to soil fungistasis. J. Gen. Microbiol. 35: 215-224.

Lochhead, A.G. 1940. Qualitative studies of soil microorganisms. III. Influence of plant growth on the character of the bacterial flora. Can. J. Res. C. 18: 42-53.

Lochhead, A.G.; Chase, F.E. 1943. Qualitative studies of soil micro-organisms. V. Nutritional requirements of the predominant bacterial flora. Soil Sci. 55: 185-195.

Lochhead, A.G.; Thexton, R.H. 1947. Qualitative studies of soil micro-organisms. VII. The rhizosphere effect in relation to the amino acid nutrition of bacteria. Can. J. Res. C. 25: 20-26.

Lockwood, J.L. 1968. The fungal environment of soil bacteria. Pages 44-65 in Gray, T.R.G.; D. Parkinson, eds. The Ecology of Soil Bacteria, Liverpool Univ. Press.

Lockwood, J.L.; Lingappa, B.T. 1963. Fungitoxicity of sterilized soil inoculated with soil microflora. Phytopathology 53: 917-920.

Lodhi, M.A.K. 1978. Comparative inhibition of nitrifiers and nitrification in a forest community as a result of the allelopathic nature of various tree species. Am. J. Bot. 65: 1135-1137.

Loman, A.A. 1962. The influence of temperature on the location and development of decay fungi in lodgepole pine logging slash. Can. J. Bot. 40: 1545-1559.

Loman, A.A. 1965. The lethal effect of periodic high temperatures on certain lodgepole pine slash decaying basidiomycetes. Can. J. Bot. 43: 334-338.

Lousier, J.D.; Parkinson, D. 1976. Litter decomposition in a cool temperate deciduous forest. Can. J. Bot. 54: 419-436.

Lowe, W.E.; Gray, T.R.G. 1972. Ecological studies on coccoid bacteria in a pine forest soil. I. Classification. Soil Biol. Biochem. 4: 459-467.

Lowe, W.E.; Gray, T.R.G. 1973a. Ecological studies on coccoid bacteria in a pine forest soil. II. Growth of bacteria introduced into soil. Soil Biol. Biochem. 5: 449-462.

Lowe, W.E.; Gray, T.R.G. 1973b. Ecological studies on coccoid bacteria in a pine forest soil. III. Competitive interactions between bacterial strains in soil. Soil Biol. Biochem. 5: 463-472.

Lu, K.C.; Chen, C.S.; Bollen, W.B. 1968. Comparison of microbial populations between red alder and conifer soils. In Trappe, J.M. et al. eds. Biology of Alder. Pacific N.W. For. Range Exp. Sta., USDA-FS, Portland, Oregon.

Lucarotti, C.J.; Kelsey, C.T.; Auclair, A.N.D. 1978. Microfungal variations relative to post-fire changes in soil environment. Oecologia 37: 1-12.

Lundgren, B.; Baath, E.; Soderstrom, B.E. 1978. Antagonistic effects of Tolypocladium species. Trans. Br. Mycol. Soc. 70: 305-307.

Lynch, J.M.; Panting, L.M. 1980a. Cultivation and the soil biomass. Soil Biol. Biochem. 12: 29-33.

Lynch, J.M.; Panting, L.M. 1980b. Variations in the size of the soil biomass. Soil Biol. Biochem. 2: 547-550.

MacCauley, B.J.; Thrower, L.B. 1966. Succession of fungi in leaf litter of Eucalyptus regnans. Trans. Br. Mycol. Soc. 49: 509-520.

MacDonald, R.M. 1979. Liming and the growth of a mixed population of soil bacteria. Soil Biol. Biochem. 11: 633-636.

Mahendrappa, M.K. 1978. Changes in the organic layers under a black spruce stand fertilized with urea and triple superphosphate. Can. J. Forest Res. 8: 237-242.

Mangenot, F. 1952. Recherches méthodiques sur les champignons de certains bois en décomposition. Rev. Gen. Bot. 59: 381-399.

Marks, C.G.; Kozlowski, T.T. 1973. Ectomycorrhizae: Their Ecology and Physiology. Academic Press, New York.

Maronek, D.M.; Hendrix, J.W. 1978. Mycorrhizal fungi in relation to some aspects of plant propagation. Proc. Intern. Plant Prop. Soc. 28: 506-514.

Maronek, D.M.; Hendrix, J.W.; Kiernan, J. 1981. Mycorrhizal fungi and their importance in horticultural crop production. Hort. Rev. 3: 172-213.

Marshall, P.E.; Pattullo, N. 1981. Mycorrhizal occurrence in willows in a northern freshwater wetland. Plant and Soil 59: 465-471.

Marten, E.A.; Pohlman, G.G. 1942. Forest soil studies. II. Changes in microflora and chemical composition of decomposing tree leaves. Soil Science 54: 66-77.

Marx, D.M. 1972. Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections. Ann. Rev. Phytopathol. 10: 429-454.

Marx, D.H.; Bryan, W.C. 1971. Influence of ectomycorrhizae on survival and growth of aseptic seedlings of loblolly pine at high temperatures. Forest Sci. 17: 37-41.

Marx, D.H.; Davey, C.B. 1967. Ectotrophic mycorrhizae as deterrents to pathogenic root infections. Nature 213: 1139.

Marx, D.H.; Davey, C.B. 1969. The influence of ectotrophic mycorrhizae fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections. Phytopathol. 549-562.

Marx, D.H.; Hatch, A.B.; Mendicino, J.F. 1977. High soil fertility decreases sucrose content and susceptibility of loblolly pine roots to ectomycorrhizal infection by Pisolithus tinctorius. Can. J. Bot. 55: 1569-1574.

Mayfield, C.I.; Williams, S.T.; Ruddick, S.M.; Hatfield, H.L. 1972. Studies on the ecology of actinomycetes in soil. IV. Observations on the form and growth of streptomycetes in soil. Soil Biol. Biochem. 4: 79-91.

McFee, W.W.; Stone, E.L. 1966. The persistence of decaying wood in humus layers of northern forests. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 30: 513-516.

McIntyre, A.C.; Jeffries, C.D. 1932. The effect of black locust on soil nitrogen and growth of catalpa. J. For. 30: 22-28.

Medina, E.; Klinge, H.; Jordan, C.; Herreva, R. 1980. Soil respiration in Amazonian rain forests in the Rio Negro basin. Flora 170: 240-250.

Melin, E.; Nilsson, H. 1952. Transfer of labelled nitrogen from an ammonium source to pine seedlings through the mycelium of Boletus variegatus Fr. Svensk Bot. Tidskr. 46: 281-285.

Melin, E.; Nilsson, H. 1953. Transfer of labelled nitrogen from glutamic acid to pine seedlings through the mycelium of Boletus variegatus (Sw.) Fr. Nature 171: 134.

Melin, E.; Wiken, T. 1946. Antibacterial substances in water extracts of pure forest litter. Nature 158: 200-201.

Meredith, D.S. 1959. The infection of pine stumps by Fomes annosus and other fungi. Ann. Bot. 23: 455-476.

Meredith, D.S. 1960. Further observations on fungi inhabiting pine stumps. Ann. Bot. 24: 63-78.

Mexal, J.; Reid, C.P.P. 1973. The growth of selected mycorrhizal fungi in response to induced water stress. Can. J. Bot. 51: 1579-1588.

Mian, S.; Bond, G. 1978. The onset of nitrogen fixation in young alder plants and its relation to differentiation in the nodular endophyte. New Phytol. 80: 187-192.

Mikola, P. 1960. Comparative experiment on decomposition rates of forest litter in Southern and Northern Finland. Oikos 11: 161-166.

Millar, C.S. 1974. Decomposition of coniferous leaf litter. Pages 105-128 in Dickinson, C.N.; Pugh, G.J.F. eds. Biology of Plant Litter Decomposition. Academic Press, London.

Millar, W.N.; Casida, L.E., Jr. 1970. Evidence for muramic acid in soil. Can. J. Microbiol. 16: 299-304.

Miller, H.G.; Cooper, J.M.; Miller, J.D.; Pauline, O.J.L. 1979. Nutrient cycles in pine and their adaptation to poor soils. Can. J. Forest Res. 9: 19-26.

Miller, J.H.; Giddens, J.E.; Foster, A.A. 1957. A survey of the fungi of forest and cultivated soils of Georgia. Mycologia 49: 779-808.

Minderman, G. 1968. Addition, decomposition and accumulation of organic matter in forests. J. Ecol. 56: 355-362.

Mitchell, R.; Alexander, M. 1963. Lysis of soil fungi by bacteria. Can. J. Microbiol. 9: 169-177.

Moore, T.R. 1981. Controls on the decomposition of organic matter in subarctic spruce-lichen woodland soils. Soil Sci. 131: 107-113.

Morgan, R.; Driver, C.H. 1972. Rhizina root rot of Douglas-fir seedlings planted on burned sites in Washington. Plant. Dis. Rept. 56: 407-409.

Morrall, R.A.A.; Vanterpool, T.C. 1968. The soil microfungi of upland boreal forest at Candle Lake, Saskatchewan. Mycologia 60: 642-654.

Morrison, D.J.; Johnson, A.L.S. 1978. Stump colonization and spread of Fomes annosus 5 years after thinning. Can. J. Forest Res. 8: 177-180.

Mosse, B. 1959. Observations on the extramatrical mycelium of a vesicular-arbuscular endophyte. Trans. Br. Mycol. Soc. 42: 439-448.

Nagy, L.A.; Harrower, K.M. 1980. Coprous and non-coprous decomposition. Trans. Br. Mycol. Soc. 74: 639-641.

Nannipieri, P.; Johnson, R.L.; Paul, E.A. 1978. Criteria for measurement of microbial growth and activity on soil. Soil Biol. Biochem. 10: 223-230.

Neal, J.L.; Bollen, J.; Zak, B. 1964. Rhizosphere microflora associated with mycorrhizae of Douglas-fir. Can. J. Microbiol. 10: 260-265.

Neal, J.L.; Lu, K.C.; Bollen, W.B.; Trappe, J.M. 1968. A comparison of rhizosphere microfloras associated with mycorrhizae of red alder and Douglas-fir in Trappe, J.M. et al. eds. Biology of Alder. Pacific N.W. For. Range Exp. Sta., USDA-FS, Portland, Oregon.

Nette, I.T. 1955. Denitrifying bacteria of the oak rhizosphere. Mikrobiologiya 24: 429-434 (Soils and Fertilizers 19: 60, 1956).

Newman, A.S.; Norman, A.G. 1941. The activity of the microflora in various horizons of several soil types. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 6: 187-194.

Nicholas, D.P.; Parkinson, D.; Burges, N.A. 1965. Studies of fungi in a podzol. II. Application of the soil sectioning technique to the study of amounts of fungal mycelium in the soil. J. Soil Sci. 10: 258-269.

Nicholson, P.B.; Bocock, K.L.; Heal, O.W. 1966. Studies on the decomposition of the fecal pellets of a millipede (Glomeris marginala (Villers)). J. Ecol. 54: 755-766.

Niemela, S.; Sundman, V. 1977. Effects of clear-cutting on the composition of bacterial populations of northern spruce forest soil. Can. J. Microbiol. 23: 131-138.

Nommik, H. 1970. Non-exchangeable binding of ammonium and amino nitrogen by Norway spruce raw humus. Plant Soil 33: 581-595.

Nommik, H. 1978. Mineralization of C and N in forest humus as influenced by additions of phosphate and lime. Acta Agric. Scand. 28: 221-230.

Nykvist, N. 1959. Leaching and decomposition of litter. I. Experiments on leaf litter of Fraxinus excelsior. II. Experiments on needle litter of Pinus sylvestris. Oikos 10: 190-211, 212-224.

Odu, C.T.I.; Adeoye, K.B. 1970. Heterotrophic nitrification in soils--a preliminary investigation. Soil Biol. Biochem. 2: 41-45.

Olson, F.C.W. 1950. Quantitative estimates of filamentous algae. Trans. Am. Microscopical Soc. 69: 272-279.

O'Neill, J.G.; Wilkinson, J.F. 1977. Oxidation of ammonia by methane-oxidizing bacteria and the effects of ammonia on methane oxidation. J. Gen. Microbiol. 100: 407-412.

Oswald, E.T.; Ferchau, H.A. 1963. Bacterial associations of coniferous mycorrhizae. Plant and Soil 28: 187-192.

Overrein, L.N. 1967. Immobilization and mineralization of nitrogen in forest raw humus. I. Effect of temperature on the interchange of nitrogen after addition of urea-, ammonium-, and nitrate N^{15}. Plant Soil 27: 1-19.

Park, D. 1955. Experimental studies in the ecology of fungi in soil. Trans. Br. Mycol. Soc. 38: 130-142.

Park, D. 1957. Behaviour of soil fungi on the presence of bacterial antagonists. Trans. Br. Mycol. Soc. 40: 283-291.

Park, D. 1960. Antagonism - The background to soil fungi. In Parkinson, D; Waid, J.S. eds. The Ecology of Soil Fungi. Ecol. Bull. (Stockholm) 17: 29-36.

Parkinson, D. 1973. Techniques for the study of soil fungi. Ecol. Bull. (Stockholm) 17: 29-36.

Parkinson, D.; Coups, S. 1963. Microbial activity in a podzol. Pages 167-175 in Doeksen, J.; van der Drift, J. eds. Soil Organisms. North-Holland Publ. Co., Amsterdam.

Parkinson, D.; Taylor, G.S.; Pearson, R. 1963. The development of fungi on young roots. Plant and Soil 19: 332-349.

Parkinson, D.; Thomas, A. 1969. Quantitative study of fungi in the rhizosphere. Can. J. Microbiol. 15: 875-878.

Parkinson, D.; Visser, S.; Whittaker, J.B. 1979. Effects of collembolan grazing on fungal colonization of leaf litter. Soil Biol. Biochem. 11: 529-535.

Parkinson, D.; Williams, S.T. 1961. Method for isolating fungi from soil microhabitats. Plant and Soil 13: 347-355.

Payne, T.M.B.; Rouatt, J.W.; Lochhead, A.G. 1957. The relation between soil bacteria with simple nutritional requirements and those requiring amino acids. Can. J. Microbiol. 3: 73-80.

Persson, H. 1978. Root dynamics in a Scots pine stand in central Sweden. Oikos 30: 508-519.

Persson, H. 1980. Spatial distribution of fine root growth, mortality and decomposition in a young Scots pine stand in central Sweden. Oikos 34: 77-87.

Peters, G.A.; Evans, W.R.; Toja, R.E. 1976. Azolla - Anabaena azolle relationships. IV. Photosynthetically driven nitrogenase-catalyzed H_2 production. Plant Physiol. 58: 119-126.

Peterson, E.A. 1958. Observations on fungi association with plant roots. Can. J. Microbiol. 4: 257-265.

Piene, H.; Van Cleve, K. 1978. Weight loss of litter and cellulose bags in a thinned white spruce forest in interior Alaska. Can. J. Forest Res. 8: 42-46.

Poole, T.B. 1959. Studies on the food of Collembola in a Douglas-fir plantation. Proc. Zool. Soc. London 132: 78-82.

Powlson, D.S.; Jenkinson, D.S. 1976. The effects of biocidal treatments on metabolism in soil - Gamma irradiation, autoclaving, air-drying and fumigation. Soil Biol. Biochem. 8: 179-188.

Preece, T.F.; Dickinson, C.H. eds. 1971. Ecology of Leaf Surface Microorganisms. Academic Press, London.

Prikryl, Z.; Vancura, V. 1980. Root exudates of plants. VI. Wheat root exudation as dependent on growth, concentration gradient of exudates and the presence of bacteria. Plant and Soil 57: 69-83.

Pritchett, W.L.; Eno, C.F.; Malik, M.N. 1959. The nitrogen status of mineral soils of Florida. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 23: 127-130.

Quispel, A.; Burggraff, A.J.P. 1981. Frankia the diazotrophic endophyte from actinorhizas. Pages 229-236 in Gibson, A.H.; Newton, W.E. eds. Current perspectives in nitrogen fixation. Aust. Acad. Sci.

Rangaswami, G.; Vasantharajan, V.N. 1962. Studies on the rhizosphere microflora of citrus trees. I. Quantitative incidence of microorganisms in relation to root and shoot growth. II. Qualitative distribution of the bacterial flora. III. Fungal and actinomycete flora of the rhizosphere. Can. J. Microbiol. 8: 473-7; 479-84; 485-89.

Ratnayake, R.T.; Leonard, R.T.; Menge, J.A. 1978. Root exudations in relation to suppply of phosphorus and its possible relevance to mycorrhizal infection. New Phytol. 80: 543-552.

Red'co, G.I. 1958. Influence of the black alder (Alnus glutinosa Gaertn.) on the productivity of the Canadian poplar (Populus canadensia Mich.) TT66-61093, Fed. Sci. Tech. Int., Springfield, Va. 4 p.

Reddy, T.K.R.; Knowles, R. 1965. The fungal flora of a boreal forest raw humus. Can. J. Microbiol. 11: 837-843.

Reiners, W.A. 1968. Carbon dioxide evolution from the floor of three Minnesota forests. Ecology 49: 471-483.

Remacle, J. 1971. Succession in the oak litter microflora in forests at Mesnil-Eglise (Ferage), Belgium. Oikos 22: 411-413.

Remacle, J. 1977a. Microbial nitrogen transformations in forests. Oecol. Plant. 12: 33-43.

Remacle, J. 1977b. The role of meterotrophic nitrification in acid forest soils--preliminary results. Ecol. Bull. (Stockholm) 25: 560-561.

Rennie, R.J.; Schmidt, E.L. 1977. Autecological and kinetic analysis of competition between strains of Nitrobacter in soils. Ecol. Bull. (Stockholm) 25: 431-441.

Rice, E.L. 1964. Inhibition of nitrogen-fixing and nitrifying bacteria by seed plants. Ecology 45: 824-837.

Rice, W.A.; Paul, E.A.; Wetter, L.R. 1967. The role of anaerobiosis in asymbiotic nitrogen fixation. Can. J. Microbiol. 18: 715-723.

Richards, B.N. 1973. Nitrogen fixation in the rhizosphere of conifers. Soil Biol. Biochem. 5: 149-152.

Richardson, M.J. 1970. Studies on Russula emetica and other agarics in a Scots pine plantation. Trans. Br. Mycol. Soc. 55: 217-229.

Rishbeth, J. 1951. Observations on the biology of Fomes annosus, with particular reference to East Anglian pine plantations. II. Spore production, stump infection, and saprophytic activity in stumps. III. Natural and experimental infection of pines, and some factors affecting severity of the disease. Ann. Bot., London 15: 1-21; 221-46.

Rishbeth, J. 1963. Stump protection against Fomes annosus. III. Inoculation with Peniophora gigantea. Ann. Appl. Biol. 52: 63-77.

Roberge, M.R.; Knowles, R. 1966. Ureolysis, immobilization, and nitrification in black spruce (Picea mariana Mill.) humus. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 30: 201-204.

Roberge, M.R.; Knowles, R. 1967. The ureolytic microflora in a black spruce (Picea mariana) humus. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 31: 76-79.

Roberge, M.R.; Weetman, G.F.; Knowles, R. 1970. An ecological and microbiological study of urea fertilization and thinning in a black spruce stand. Pages 73-96 in Youngberg, C.T.; Davey, C.B. eds. Proc. of the Third N. Am. Forest Soils Conf. Oregon State Univ. Press, Corvallis, Oregon.

Robertson, G.P. 1982. Nitrification in forested ecosystems. Phil. Trans. R. Soc. London B 296, 445-457.

Robinson, J.B.; Salonius, P.O.; Chase, F.E. 1965. A note on the differential response of Arthrobacter spp. and Pseudomonas spp. to drying in soil. Can. J. Micro. 11: 746-48.

Romanovskaya, V.A.; Malashenko, Y.R.; Lyalko, V.I.; Bogachenko, V.N.; Sokolov, I.G. 1977. Involvement of methane-utilizing microorganisms in accumulation and recirculation of readily mobile carbon and nitrogenous compounds. Ecol. Bull. (Stockholm) 25: 556-560.

Roskoski, J.P. 1980. Nitrogen fixation in hardwood forests of the northeastern United States. Plant and Soil 54: 33-44.

Ross, D.J.; Bridger, B.A. 1978. Nitrogen availability in some soils from tussock grass lands and introduced pastures. III. Counts of ammonifiers and nitrifiers: Relationships with rates of nitrogen mineralization and protease activity. N.Z. J. Sci. 21: 443-450.

Ross, D.J.; Tate, K.R.; Cairns, A.; Pausier, E.A. 1980. Microbial biomass estimations in soils from tussock grasslands by 3 biochemical procedures. Soil Biol. Biochem. 12: 375-384.

Rouatt, J.W.; Katznelson, H. 1957. The comparative growth of bacteria isolated from rhizosphere and non-rhizosphere and soils. Can. J. Microbiol. 3: 271-275.

Rouatt, J.W.; Katznelson, H. 1960. Influence of light on bacterial flora of roots. Nature 186: 659-660.

Rovira, A.D. 1956. Plant root excretions in relation to the rhizosphere effect. I. The nature of root exudate from oats and peas. II. A study on the properties of root exudate and its effect on the growth of micro-organisms isolated from the rhizosphere and control soil. III. The effect of root exudate on the numbers and activity of microorganisms in soil. Plant and Soil 7: 178-194; 195-208; 209-217.

Ruddick, S.M.; Williams, S.T. 1972. Studies on the ecology of actinomycetes in soil. V. Some factors influencing the dispersal and absorption of spores in soil. Soil Biol. Biochem. 4: 93-103.

Russell, P. 1956. A selective medium for the isolation of Basidiomycetes. Nature 177: 1038-1039.

St. John, T.V.; Rundel, P.W. 1976. The role of fire as a mineralizing agent in a Sierran coniferous forest. Oecologia 25: 35-45.

Salonius, P.O. 1972. Microbiological response to fertilizer treatments in organic forest soils. Soil Sci. 114: 12-19.

Sanders, F.E.; Mosse, B.; Tinker, P.T. eds. 1975. Endomycorrhizas. Academic Press, London.

Santoro, T.; Casida, L.E., Jr. 1962. Elaboration of antibiotics of Boletus luteus and certain other mycorrhizal fungi. Can. J. Microbiol. 8: 43-48.

Sarathchandra, S.U. 1978. Nitrification activities and the changes in the populations of nitrifying bacteria in soil perfused at two different Hydrogen-ion concentrations. Plant and Soil 50: 99-112.

Susek, V.; Musilek, V. 1967. Cultivation and antibiotic activity of mycorrhizal Basidiomycetes. Folia Microbiol. 12: 515-523.

Schink, B.; Ward, J.C.; Zeikus, J.G. 1981a. Microbiology of wetwood: importance of pectin degradation and Clostridium species in living trees. Appl. Environ. Microbiol. 42: 526-532.

Schink, B.; Ward, J.C.; Zeikus, J.G. 1981b. Microbiology of wetwood: role of anaerobic bacterial populations in living trees. J. Gen. Microbiol. 123: 313-322.

Schmidt, E.L. 1954. Nitrate formation by a soil fungus. Science 119: 187-189.

Schmitz, H. 1919. The relation of bacteria to cellulose fermentation induced by fungi, with special reference to the decay of wood. Ann. Mo. Bot. Gard. 60: 93-136.

Schmitz, H.; Jackson, L.W.R. 1927. Heart rot of aspen with special reference to forest management in Minnesota. Minn. Agr. Exp. Sta. Tech. Bull. 50.

Schuster, A.; Jung, J.A. 1981. Identification of mycelium of wood destroying fungi. Phytopathol. Z. 100: 19-28.

Schlesinger, W.H. 1977. Carbon balance in terrestrial detritus. Ann. Rev. Ecol. Systematics 8: 51-81.

Seastedt, T.R.; Crossley, D.A., Jr. 1980. Effects of microarthropods on the seasonal dynamics of nutrients in forest litter. Soil Biol. Biochem. (i.p.) 12: 337-342.

Shaw, G.C. III; Roth, L.F. 1976. Persistence and distribution of a clone of Armillaria mellea in a ponderosa pine forest. Phytopathol. 66: 1210-1213.

Shigo, A.L. 1965. The pattern of decay and discoloration in northern hardwoods. Phytopathol. 55: 648-659.

Shigo, A.L.; Hillis, W.E. 1973. Heartwood, discolored wood, and microorganisms in living trees. Annual Rev. Phytopath. 11: 197-222.

Shortle, W.C.; Cowling, E.B. 1978. Interaction of live sapwood and fungi commonly found in discolored wood and decayed wood. Phytopathol. 68: 617-623.

Siala, A.; Hill, I.R.; Gray, T.R.G. 1974. Populations of spore-forming bacteria in an acid forest soil, with special reference to Bacillus subtilis. J. Gen. Microbiol. 81: 183-190.

Sieburth, J.M. 1967. Inhibition and agglutination of arthrobacters by pseudomonads. J. Bacteriol. 93: 1911-1916.

Silvester, W.B.; Bennett, K.J. 1972. Acetylene reduction by roots and associated soil of New Zealand conifers. Soil Biol. Biochem. 5: 171-180.

Sjors, H. 1959. Changes in pH of leaf litter during a field experiment. Oikos 10: 225-232.

Skinner, F.A. 1951. A method for distinguishing between viable spores and mycelial fragments of actinomycetes in soils. J. Gen. Microbiol. 5: 159-166.

Skinner, F.A. 1967. The anaerobic bacteria of soil. Pages 573-592 in Gray, T.R.G.; Parkinson, D. eds. The Ecology of Soil Bacteria, Liverpool Univ. Press.

Skinner, F.A.; Jones, P.C.T.; Mollison, J.E. 1952. A comparison of a direct and a plate-counting technique for the quantitative estimation of soil microorganisms. J. Gen. Microbiol. 6: 261-271.

Skinner, M.F.; Bowen, G.D. 1974. The penetration of soil by mycelial strands of ectomycorrhizal fungi. Soil Biol. Biochem. 6: 57-61.

Skyring, G.W.; Quadling, C. 1969. Soil bacteria comparisons of rhizosphere and non-rhizosphere populations. Can. J. Microbiol. 15: 473-.

Slankis, V.; Runeckles, V.C.; Krotkov, G. 1964. Metabolites liberated by roots of white pine (Pinus strobus L.) seedlings. Physiol. Plant. 17: 301-313.

Smit, J.; Wieringa, K.T. 1953. Microbiological decomposition of litter. Nature 171: 794-795.

Smith, W.H. 1977. Tree root exudates and the forest soil ecosystem: exudate chemistry, biological significance and alteration by stress. In Marshall, J.K. ed. The Belowground Ecosystem: A Synthesis of Plant-Associated Processes. Colorado St. Univ. Press, Fort Collins.

Smith, W.; Bormann, F.H.; Likens, G.E. 1968. Response of chemautotrophic nitrifiers to forest cutting. Soil Sci. 106: 471-473.

Sneh, B.; Lockwood, J.L. 1976. Quantitative evaluation of the microbial nutrient sink in soil in relation to a model system for soil fungistatis. Soil Biol. Biochem. 8: 65-69.

Soderstrom, B.E. 1979. Seasonal fluctuations of active fungal biomass in horizons of a podzolized pine-forest soil in central Sweden. Soil Biol. Biochem. 11: 149-154.

Soderstrom, B.E.; Baath, E. 1978. Soil microfungi in three Swedish coniferous forests. Holarctic Ecol. 1: 62-72.

Sorensen, H. 1962. Decomposition of lignin by soil bacteria and complex formation between autoxidized lignin and organic nitrogen compounds. J. Gen. Microbiol. 27: 21-34.

Sowden, F.J.; Ivarson, K.C. 1959. Decomposition of forest litters. II. Changes in the nitrogenous constituents. Plant and Soil 11: 249-261.

Sowden, F.J.; Ivarson, K.C. 1974. Effects of temperature on changes in the nitrogenous constituents of mixed forest litters during decomposition after inoculation with various microbial cultures. Can. J. Soil Sci. 54: 387-394.

Spalding, B.P. 1977. Enzymatic activities related to the decomposition of coniferous leaf litter. Soil Sci. Soc. Am. J. 41: 622-627.

Spalding, P.; Hansbrough, J.R. 1944. Decay of logging slash in the Northeast. USDA Agr. Tech. Bull. 876.

Staaf, H. 1980. Influence of chemical composition, addition of raspberry leaves and nitrogen supply on decomposition rate and dynamics of nitrogen and phosphorous in beech (Fagus sylvatica) leaf litter. Oikos 35: 55-62.

Starkey, R.L. 1929. Some influences of the development of higher plants upon the microorganisms in the soil. I. Historical and introductory. II. Influence of the stage of plant growth upon abundance of organisms. III. Influence of the stage of plant growth upon some activities of the organisms. Soil Sci. 27: 319-334, 355-378, 433-444.

Starkey, R.L. 1931. Some influences of the development of higher plants upon the microorganisms in the soil. IV. Influence of proximity to roots on abundance and activity of microorganisms. Soil Sci. 32: 367-393.

Starkey, R.L. 1938. Some influences of the development of higher plants upon the microorganisms in the soil. IV. Microscopic examination of the rhizosphere. Soil Sci. 45: 207-249.

Stewart, W.D.P. 1970. Algal fixation of atmospheric nitrogen. Plant and Soil. 32: 555-588.

Sundman, V.; Sivela, S. 1978. A comment on the membrane filter technique for estimation of length of fungal hyphae in soil. Soil Biol. Biochem. 10: 399-401.

Sundman, V.; Huhta, V.; Niemela, S. 1978. Biological changes in northern spruce forest soil after clear-cutting. Soil Biol. Biochem. 10: 393-397.

Sutherland, J.B.; Crawford, D.; Pometto, A.L. 1981. Catabolism of substituted benzoic acids by Streptomyces species. Appl. Environ. Microbiol. 41: 442-448.

Swift, M.J. 1973. Estimation of mycelial growth during decomposition of plant litter. Ecol. Bull. (Stockholm) 17: 323-328.

Swift, M.J.; Healey, I.N.; Hibberd, J.K.; Sykes, J.M.; Bampoe, V.; Nesbitt, M.E. 1976. The decomposition of branch-wood in the canopy and floor of a mixed deciduous woodland. Oecologia 26: 139-149.

Swift, M.J. 1977. The roles of fungi and animals in the immobilization and release of nutrient elements from decomposing branch-wood. Ecol. Bull. (Stockholm) 25: 193-202.

Tarrant, R.F. 1961. Stand development and soil fertility in a Douglas-fir - red alder plantation. Forest Sci. 7: 238-246.

Taylor, G.S.; Parkinson, D. 1961. The growth of saprophytic fungi on root surfaces. Plant and Soil 15: 261-267.

Theodorou, C. 1978. Soil moisture and the mycorrhizal association of Pinus radiata D. Don. Soil Biol. Biochem. 10: 33-37.

Thornton, H.G.; Gray, P.H.H. 1934. The numbers of bacterial cells in field soils, as estimated by the ratio method. Proc. Roy. Soc. B 115: 522-540.

Thornton, R.H. 1956. Fungi occurring in mixed oakwood and heath soil profiles. Trans. Br. Mycol. Soc. 39: 485-494.

Timonin, M.I. 1935. The microorganisms in profiles of certain virgin soils in Manitoba. Can. J. Res. C. 13: 32-46.

Timonin, M.I. 1966. Rhizosphere effect of healthy and diseased lodgepole pine seedlings. Can. J. Microbiol. 12: 531-537.

Tjepkema, J. 1979. Nitrogen fixation in forests of central Massachusetts. Can. J. Bot. 57: 11-16.

Todd, R.L.; Meyer, R.D.; Waide, J.B. 1978. Nitrogen fixation in a deciduous forest in the southeastern United States. Ecol. Bull. (Stockholm) 26: 172-177.

Topps, J.H.; Wain, R.L. 1957. Fungistatic properties of leaf exudates. Nature 179: 652-653.

Torsvik, V.L.; Goksoyr, J. 1978. Determination of bacterial DNA in soil. Soil Biol. Biochem. 10: 7-12.

Trappe, J.M. 1977. Selection of fungi for ectomycorrhizal inoculation in nurseries. Ann. Rev. Phytopathol. 15: 203-222.

Tresner, H.D.; Backus, M.D.; Curtis, J.T. 1954. Soil microfungi in relation to the hardwood forest continium in southern Wisconsin. Mycologia 46: 314-333.

Trolldenier, G. 1973. The use of fluorescence microscopy for counting soil microorganisms. Ecol. Bull. (Stockholm) 17: 53-59.

Turner, J. 1977. Effects of nitrogen availability on nitrogen cycling in a Douglas-fir stand. Forest Sci. 23: 307-316.

Vancura, V.; Kunc, F. 1977. The effect of streptomycin and actidione on respiration in the rhizosphere and non-rhizosphere soil. Zbl. Bakt. Abt. II 132: 472-478.

van der Drift, J.; Witkamp, M. 1960. The significance of the breakdown of oak litter by Enoicyla pusilla Burm. Arch. Neerland. Zool. 13: 486-492.

Van Gool, A.P.; Schmidt, E.L. 1975. Nitrification in relation to growth in Aspergillus flavus. Soil Biol. Biochem. 5: 259-265.

Van Praage, H.J.; Brigode, N. 1973. Cycle interne de l'azote et du soufre dans les horizons humifères forestiers des sols bruns acides. I. Cycle interne de l'azote et effet de la température. Plant and Soil 39: 35-48.

Verstraete, W. 1981. Nitrification. Ecol. Bull. (Stockholm) 33: 303-314.

Visser, S.; Parkinson, D. 1975. Fungal succession on aspen poplar leaf litter. Can. J. Bot. 53: 1640-1651.

Vitousek, P.M. 1981. Clear-cutting and the nitrogen cycle. In Clark, F.E. et Rosswall, T. eds. Terrestrial nitrogen cycles. Ecol. Bull. (Stockholm) 33: 631-642.

Vitousek, P.M.; Gosz, J.R.; Grier, C.C.; Mellilo, J.M.; Reiners, W.A.; Todd, R.L. 1979. Nitrate losses from disturbed ecosystems. Science 204: 469-474.

Vitousek, P.M.; Melillo, J.M. 1979. Nitrate losses from disturbed forests: patterns and mechanisms. Forest Sci. 25: 605-619.

Waid, J.S. 1974. Decomposition of roots. Pages 175-212 in Dickinson, C.H.; Pugh, G.J.F. eds. Biology of Plant Litter Decomposition. Vol. 1. Academic Press, London.

Waksman, S.A.; Purvis, E.R. 1932. The microbiological population of peat. Soil Sci. 34: 95-113.

Waksman, S.A.; Starkey, R.L. 1924. Microbiological analysis of soil as an index of soil fertility. VII. Carbon dioxide evolution. Soil Sci. 17: 141-161.

Waksman, S.A.; Stevens, K.R. 1929. The role of microorganisms in peat formation and decomposition. Soil Sci. 28: 315-340.

Waksman, S.A.; Tenney, F.G.; Stevens, K.R. 1928. The role of microorganisms in the transformation of organic material in forest soils. Ecology 9: 126-144.

Walker, N.; Wickramasinghe, K.N. 1979. Nitrification and autotrophic nitrifying bacteria in acid tea soils. Soil Biol. Biochem. 11: 231-236.

Wallwork, J.A. 1967. Acari. Pages 363-395 in Burges, A.; Raw, F. eds. Soil Biology. Academic Press, London.

Warcup, J.H. 1955. On the origin of colonies of fungi developing on soil dilution plates. Trans. Br. Mycol. Soc. 389: 298-301.

Warcup, J.H. 1959. Studies on basidiomycetes in soil. Trans. Br. Mycol. Soc. 42: 45-52.

Warcup, J.H. 1960. Methods for isolation and estimation of activity of fungi in soil. Pages 3-21 in Parkinson, D.; Ward, J.S. eds. The Ecology of Soil Fungi. Liverpool Univ. Press.

Warcup, J.H.; Talbot, P.H.B. 1962. Ecology and identity of mycelia isolated from soil. Trans. Br. Mycol. Soc. 45: 495-518.

Watson, E.S.; McClurkin, D.C.; Huneycutt, M.B. 1974. Fungal succession on loblolly pine and upland hardwood foliage and litter in north Mississippi. Ecology 55: 1128-1134.

Webb, D.P. 1977. Regulation of deciduous forest litter decomposition by soil arthropod feces. Pages 57-69 in Mattson, W.J. ed. The Role of Arthropods in Forest Ecosystems. Springer-Verlag, New York.

Webber, D.F.; Gainey, P.C. 1962. Relative sensitivity of nitrifying organisms to hydrogen ions in soil and in solutions. Soil Sci. 94: 138-145.

Webster, J. 1956. Succession of fungi on decaying cocksfoot culms. J. Ecol. 44: 517-533.

Weindling, R. 1932. Trichoderma lignorum as a parasite of other soil fungi. Phytopathology 22: 837-845.

Weindling, R. 1937. Isolation of toxic substances from the culture filtrates of Trichoderma and Gliocladium. Phytopathology 27: 1175-1192.

Weir, J.R. 1923. The effect of broadcast burning of sale areas on the growth of cull-producing fungi. J. Forestry 21: 183-184.

Wenger, K.F. 1955. Light and mycorrhiza development. Ecology 36: 518-520.

Went, F.W.; Stark, N.M. 1968. Mycorrhiza. BioScience 18: 1035-1038.

Whitney, R.D.; Myren, D.T. 1978. Root-rotting fungi associated with mortality of conifer seedlings in northern Ontario. Can. J. Forest Res. 8: 17-22.

Widden, P. 1979. Fungal populations from forest soils in southern Quebec, Canada, Can. J. Bot. 57: 1324-1331.

Widden, P.; Parkinson, D. 1973. Fungi from Canadian coniferous forest soils. Can. J. Bot. 51: 2275-2290.

Widden, P.; Parkinson, D. 1975. The effects of a forest fire on soil microfungi. Soil Biol. Biochem. 7: 125-138.

Wilkins, W.H. 1945. Investigation into the production of bacteriostatic substances by fungi. Cultural work on Basidiomycetes. Trans. Br. Mycol. Soc. 28: 110-114.

Williams, B.L. 1972. Nitrogen mineralization and organic matter decomposition in Scots pine humus. Forestry 45: 177-188.

Williams, S.T. 1963. The distribution of fungi in the horizons of a podzolized soil. Pages 158-166 in Doeksen, J.; van der Drift, J. eds. Soil Organisms. North-Holland Publ. Co., Amsterdam.

Williams, S.T.; Davies, F.L.; Mayfield, C.I.; Khan, M.R. 1971. Studies on the ecology of actinomycetes in soil. II. The pH requirements of streptomycetes from two acid soils. Soil Biol. Biochem. 3: 187-195.

Williams, S.T.; Mayfield, C.I. 1971. Studies on the ecology of actinomycetes in soil. III. The behavior of neutrophilic actinomycetes in acid soils. Soil Biol. Biochem. 3: 197-208.

Williams, S.T.; Parkinson, D. 1964. Studies of fungi in a podzol. I. Nature and fluctuation of the fungus flora of the mineral horizons. J. Soil Sci. 15: 331-341.

Williams, S.T.; Shameemullah, M.; Watson, E.T.; Mayfield, C.I. 1972. Studies on the ecology of actinomycetes in soil. VI. The influence of moisture tension on growth and survival. Soil Biol. Biochem. 4: 215-225.

Witkamp, M. 1966a. Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora, and microbial respiration. Ecology 47: 194-201

Witkamp, M. 1966b. Rates of carbon dioxide evolution from the forest floor. Ecology 47: 492-494.

Witkamp, M. 1969. Cycles of temperature and carbon dioxide evolution from litter and soil. Ecology 50: 922-924.

Wollum, A.G. II; Davey, C.B. 1975. Nitrogen accumulation, transformation and transport in forest soils. Pages 67-106 in Bernier, B.; Winget, C.H. eds. Forest Soils and Forest Land Management. Proc. 4th N.A. Forest Soils Conf. Laval Univ. Press, Québec.

Wong, P.T.W.; Griffin, D.M. 1976. Bacterial movement at high matric potentials. I. In artificial and natural soils. II. In fungal colonies. Soil Biol. Biochem. 8: 215-218; 219-223.

Worley, J.F.; Hacskaylo, E. 1959. The effect of available soil moisture on the mycorrhizal association of Virginia pine. Forest Sci. 5: 267-268.

Wright, E.; Bollen, W.B. 1961. Microflora of Douglas-fir soil. Ecology 42: 825-828.

Wright, E.; Coulter, W.K.; Grienfield, J.J. 1956. Deterioration of beetle-killed Pacific silver fir. J. For. 54: 322-325.

Yde-Andersen, A. 1962. Seasonal incidence of stump infection in Norway spruce by air-borne Fomes annosus spores. Forest Sci. 8: 98-103.

Youngberg, C.T. 1978. Nitrogen mineralization and uptake from Douglas-fir forest floors. Soil Sci. Soc. Am. J. 42: 499-502.

Youngberg, C.T.; Wollum, A.G. II. 1968. Non-leguminous symbiotic nitrogen fixation. Pages 383-395 in Proc. 3rd N.A. Forest Soils Conf., Raleigh. N.C. Oregon State Univ. Press.

Zak, B. 1964. Role of mycorrhizae in root disease. Ann. Rev. Phytopathol. 2: 377-392.

Zavitkovski, J.; Newton, M. 1968. Effect of organic matter and combined nitrogen on nodulation and nitrogen fixation in red alder. In Trappe, J.M. et al. eds. Biology of Alder. Pacific NW. For. Range Exp. Sta., USDA-FS, Portland, Oregon.

Zeikus, J.G.; Ward, J.C. 1974. Methane formation in living trees; a microbial origin. Science 184: 1181-1183.